MARINE BIOLOGICAL LABORATORY.

Received .....

Accession No. .....

Given by .....

Place, ...

***No book or pamphlet is to be removed from the Laboratory without the permission of the Trustees.

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Neunundvierzigster Band.

Mit 35 Tafeln und 23 Figuren im Text.

Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1897.

1426

Inhalt.

Seite

Zur Histologie der Ciliarnerven. Von Dr. G. Gutmann, Augenarzt in Berlin. (Aus dem I. anatomischen Institut der Univ. Berlin.) Hierzu Tafel I 1

Zur Frage über den Bau des Darmkanals. Von N. Kultschitzky, Prof. in Charkow. Hierzu Tafel II und III 7

Die Keimbahn von Cyclops. Neue Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtszellen-Sonderung. Von Valentin Häcker, a. o. Professor u. Assistent am zoologischen Institut der Univ. Freiburg i. Br. Hierzu Tafel IV und V und 5 Figuren im Text 35

Ueber eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. Von J. Aug. Hammar, Professor in Upsala. Hierzu Tafel VI 92

Muskelelemente der Holothurien und ihr Verhalten zum Methylenblau. Von Dr. N. Iwanzoff, Privatdocent der Universität Moskau. Hierzu Tafel VII 103

Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Von Gakutaro Osawa. (Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.) Hierzu Tafel VIII—XIV . 113

Die Entstehung des Geschlechts bei Hydratina senta. Von M. Nussbaum 227

Beiträge zur Kenntniss der Structur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. I. Ueber die Befruchtung und erste Theilung des Ascariseies. Von R. v. Erlanger. (Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.) Hierzu Tafel XV, XVI, XVII und 4 Figuren im Text . . . 309

Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien. Von W. Kochs in Bonn. Hierzu Tafel XVIII und 3 Figuren im Text 441

Ein Fall von Copulation zweier Zygoten einer Spirogyra sp. (?) Von C. P. Lommen an der Universität von Süd-Dakota. Mit 1 Figur im Text 462

Ueber die Entwicklung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie“ und ihrer Umgebung bei Lepidosteus osseus. Von Friedrich W. Müller, Dr. med. in Berlin. (Aus dem I. anatom. Institut in Berlin.) Hierzu Tafel XIX und XX . 463

Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Von Jacob Lebedinsky, Privatdocent an der Universität in Odessa. Hierzu Tafel XXI, XXII und XXIII 503

Seite

Knorpelentzündungsbilder. Von Dr. Georg Kapsammer, Assistent an der Lehrkanzel für allgem. u. experim. Pathologie in Wien. Hierzu Tafel XXIV 556

Ueber das Epitrichium des Hühnchens. Von B. Rosenstadt in Wien. Hierzu Tafel XXV 561

Zur Frage über den Bau der sympathischen Knoten bei Säugethieren und Menschen. Von Dr. A. J. Juschtschenco. (Aus dem histologisch. Laboratorium der Warschauer Universität.) Hierzu Tafel XXVI und XXVII 585

Zur Systematik der Nematoden nebst Beschreibung neuer Arten. Von Dr. v. Linstow in Göttingen. Hierzu Tafel XXVIII . 608

Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Nachtrag. Von Dr. Jacob Lebedinsky 623

Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältniss zur Theilung des Zellleibes. Von K. Kostanecki. (Aus dem anatomischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.) Hierzu Tafel XXIX und XXX und 10 Figuren im Text 651

Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Bedeutung der Giannuzzi'schen Halbmonde. Von Dr. Rudolf Krause, Privatdocent a. d. Universität Berlin. (Aus dem II. anatomischen Institut der Universität Berlin.) Hierzu Tafel XXXI u. XXXII. 707

Ueber die Nervenendigungen in den Geschmacks-Endknospen der Ganoideen. Von A. S. Dogiel, Professor der Histologie an der Universität zu St. Petersburg. Hierzu Tafel XXXXIII und XXXIV 769

Die Nerven der Lymphgefässe. Von A. S. Dogiel, Professor der Histologie an der Universität zu St. Petersburg. Hierzu Tafel XXXV 791

Ueber den Bau der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Von Prof. E. Korschelt in Marburg 798

Nachträgliche Bemerkungen über die Lymphdrüsen von Macacus rhesus Aud. Von Siegmund Schumacher, stud. med. . 804

(Aus dem I. anatomischen Institut der Universität Berlin.)

Zur Histologie der Ciliarnerven.

Von

Dr. **G. Gutmann,**
Augenarzt in Berlin.

Hierzu Tafel I.

Während die histologische Zusammensetzung des Ganglion ciliare von verschiedenen Forschern studirt worden ist, so von Retzius (1880) bei der Katze, von Krause (1881) beim Kaninchen, von Schneider (1881) bei den Ganoiden, von Reche (1885) beim Schaf, von Phisalix (1888) bei den Fischen und Selachiern und von Zegorow (1887) und Kazzander (1889) beim Menschen, fehlt bis heute noch eine genauere Beschreibung der Gestalt und des feineren Baues der Ciliarnerven.

Krause schreibt in seinem Handbuch der menschlichen Anatomie (1816): „Die Nerven der Chorioidea stammen von den N. ciliares, verlaufen in der äusseren und mittleren Schicht mit den Gefässen. Es sind Stämmchen blasser Fasern mit kernhaltiger Scheide; sie besitzen wenige doppelt kontourirte Fasern und sparsame, aus wenigen Zellen bestehende Gruppen von Ganglienzellen [1]), seitlich anliegend oder an ihren Theilungsstellen. Sie geben einzelne Fasern an die Arterien ab und scheinen Gefässnerven zu sein."

Goldzieher (1) (1883) fand in der Suprachorioidea Anhäufungen von zahlreichen nervösen Elementen, welche er Nervenschicht der Aderhaut nennt.

Das Gewebe ist, sagt G., gewissermaassen eine Hülle der Nerven, mit deren interstitiellem Gewebe seine Fasern direkt zusammenhängen. Die Pigmentzellen sind direkt mit Nerven verbunden. Er sah Nervennetze, sehr reich an Ganglienzellen und selbst Knoten, die noch bei marantischen Greisenaugen nachweisbar sind. Nach vorn weichen die Nervenbündel zu platten Ausbreitungen, die sich z. Th. zwischen die Schichten des

1) Schweigger (1860), v. Graef's Archiv für Ophthalmol. Bd. VI.

Ciliarmuskels einreihen, auseinander. Ein eigener Nervenapparat folgt den langen Ciliararterien, diesen folgt ein Nervenstamm, von welchem ein sich über das Gefäss und die beiden es begleitenden Muskeln ausbreitender, weitmaschiger Plexus ausgeht; derselbe enthält meist, entsprechend der Theilung der Arterien, Ganglienzellen.

An albinotischen Kaninchen fand Grünhagen (2) (1883) aus 2—3 marklosen Fasern bestehende Stämmchen von verschiedenen Seiten in die Ciliarfortsätze eintreten und sich in ein Netzwerk feiner markloser Fäserchen auflösen. Letztere verlaufen theilweise entlang den Capillaren, von ihnen durch eine dünne Lage der Substanz der Ciliarfortsätze getrennt. Endigungen in der Wand konnte G. nicht finden. An der Theilungsstelle der Nerven finden sich die bekannten dreieckigen Verdickungen, eingelagerte, multipolare Ganglienzellen von ca. 13,2 μ Länge, 8,8 μ Breite und mit 4,2 μ Durchmesser enthaltenden runden Kernen. In 0,125 □mm zählte G. deren 16—20.

Geberg (3) arbeitete 1884 über die Nerven der Iris und des Ciliarkörpers bei Vögeln und beschreibt an den Augen weisser Tauben den Verlauf und die Ausbreitung der Ciliarnerven in der Suprachorioidea und im Ciliarmuskel. Die letzten Endfasern, sagt er, zweigen sich bald einzeln, bald zu mehreren von den Stämmchen ab, vervielfältigen sich häufig durch Theilungen und treten unter den verschiedensten Winkeln zu den Muskelfasern; dabei behalten die Nerven ausnahmslos ihre Markscheiden bis an den Muskel heran. Marklose Terminalfasern hält Verf. für Kunstprodukte durch Einwirkung der Macerationsflüssigkeit. Jeder isolirten Muskelfaser entspricht nur eine einzige Nervenfaser. Neben den markhaltigen Fasern sind in den Stämmen der Ciliarnerven auch marklose Fasern; das die Arterie begleitende Stämmchen besteht übrigens aus solchen; auch von den Plexus der Iris sich abzweigende marklose Fasern schliessen sich dem die kleineren arteriellen Gefässe umspinnenden Plexus an. Soweit markhaltige Fasern den Gefässen folgen, sind sie dünner als die Fasern motorischer Natur. Zusammenhängende gangliöse Plexus fehlen in der Tauben-Iris. Eingelagerte Ganglienzellen fehlen überhaupt den grösseren Stämmchen und den Maschen der Plexus, erst die dünnen Aeste des Ciliarkranzes enthalten solche, meist einzeln oder zu 2—3, oft von den markhaltigen Nervenfasern so verdeckt, dass der Nachweis sehr schwierig ist. Die Zellen selbst,

die nach Osmiumbehandlung gut hervortreten, haben zuweilen eine deutliche kernhaltige Kapsel. Auch weiterhin finden sich Ganglienzellen, überwiegend von bipolarer Form, in den die Gefässe begleitenden Nervenbündeln. Es gelang, den Fortsatz einer solchen Zelle bis zum allmähligen Verschwinden in der Tunica muscularis einer Arterie zu verfolgen. Auch in den zwischen den Bündeln der Ciliarmuskeln verzweigten feinmaschigen Plexus, sowohl in den Kreuzungsstellen als in den Maschen, sah Gehberg Ganglienzellen.

Schliesslich hat Boucheron (4) 1880 die sensiblen Nerven des vorderen Augapfelabschnittes beim Meerschweinchen untersucht. Er unterscheidet oberflächliche und tiefe Ciliarnerven, die letzteren als die Ciliarnerven im gewöhnlichen Sinne. Die oberflächlichen dringen nicht in den Bulbus ein. Die Mitte der Cornea wird ausschliesslich von den tiefen Ciliarnerven versorgt, die Peripherie grösstentheils von den oberflächlichen, die Zone zwischen Mitte und Peripherie von beiden Nerven. Ein besonders grosser Ast der oberflächlichen Ciliarnerven verbindet sich mit den tiefen zum „plexus scléral interciliair". Die kleinen Aestchen bilden mehr nach aussen den gleichfalls im Scleralbord gelegenen „plexus scléral".

Vorstehendes ist der wesentliche Inhalt des bis jetzt über die Histologie der Ciliarnerven Veröffentlichten. Man weiss also, wenn ich kurz resümiren darf, wie die Ciliarnerven in der Suprachorioidea verlaufen, dass sie beim Menschen in der äusseren und mittleren Schicht mit den Gefässen, als Stämmchen blasser Fasern mit kernhaltiger Scheide und vereinzelten, aus wenigen Zellen bestehenden Gruppen von Ganglienzellen angeordnet sind, dass sie nach vorn sich abplatten und einen weitmaschigen Plexus entlang und über den langen Ciliararterien bilden, welcher an der Theilungsstelle der Arterien Ganglienzellen enthält. Aehnlich ist der Verlauf und die Anordnung der Ciliarnerven des Kaninchens und des Meerschweinchens. Im Vogelauge (Taube) behalten die Nerven ihre Markscheide bis an den Muskel heran, dagegen finden sich in den Stämmchen der Ciliarnerven markhaltige neben marklosen Fasern, letztere namentlich entlang den Arterien. Ganglienzellen finden sich hier nur an den dünnen Aesten des Ciliarkranzes und auch dort nur vereinzelt, ferner in den Nervenbündeln, welche die Gefässe begleiten und in den feinmaschigen Plexus zwischen den Ciliarmuskelbündeln.

Es fehlt bisher eine genauere Beschreibung der Gestalt der Ciliarnerven in ihrem Verlauf zwischen Sclera und Chorioidea, auch über das histologische Verhalten des Zwischengewebes der Nervenfasern und ihrer Scheide über die Art der Einbettung derselben in dem umgebenden Chorioidealgewebe ist ebenso wenig etwas bekannt, wie über die Anzahl der Nervenfasern im Querschnitt des Nervenbündels.

Auf Anregung des Herrn Prof. Waldeyer bin ich nun dieser Frage näher getreten und gestatte mir über die Ergebnisse der Untersuchung hier kurz zu berichten.

Zur histologischen Bearbeitung gelangten normale Augen vom Menschen, vom Kalb, Hund, Schwein und von der Katze.

Die Bulbi wurden in Müller'scher Lösung fixirt, dann, um sie für die Weigert-Pal'sche Färbung vorzubereiten, direkt in steigenden Alkohol gebracht. Alsdann wurden rechteckige Stückchen aus den lateralen und medialen Bulbusabschnitten der Augenhäute, nahe dem Ciliarkörper, enthaltend Sclera, Chorioidea und Netzhaut, herausgeschnitten an denjenigen Stellen, wo bei den vorher an correspondirenden Stellen anderer Augen gemachten Probeincisionen Ciliarnerven aufgefunden worden waren. Die Stückchen wurden in steigendem Alkohol-Terpentin für die Paraffineinbettung vorbereitet, in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom in Schnittreihen zerlegt. So gelang es eine Anzahl feiner Querschnitte von 3 μ Durchmesser durch die Ciliarnerven in ihrem Verlauf zwischen Chorioidea und Sclera zu legen. Bei der Anfertigung der Präparate unterstützte mich mein Assistent Herr Dr. Levinsohn.

Auch von dem retrobulbären Theil des Menschenauges habe ich Stücke, welche die Ciliarnerven mitsamt dem Opticuseintritt enthielten, herausgeschnitten, dieselben in derselben Weise für Paraffin vorbereitet und in Mikrotomschnittreihen zur weiteren Bearbeitung zerlegt. Die Schnitte wurden dann auf dem Objectträger nach Weigert-Pal und in Hämotoxylin und Carmin gefärbt.

An diesen Präparaten konnte ich nun folgenden mikroskopischen Befund erheben:

1. Hundeauge. Der Querschnitt der zwischen Sclera und Chorioidea verlaufenden Ciliarnerven hat ovale Form. Man sieht innerhalb einer nicht pigmentirten bindegewebigen Hülle fast ausschliesslich markhaltige Nervenfasern. Dieselben

liegen in kleineren und grösseren Bündeln beisammen. Innerhalb der Bündel sind sie dicht gedrängt ohne erkennbares Zwischengewebe. Zwischen den Bündeln erkennt man ein spärliches, feinkörniges, stellenweise feinfaseriges Zwischengewebe, welches auch seitlich den Raum zwischen der Innenwand der bindegewebigen Hülle und den Nervenfaserbündeln ausfüllt; vorne und hinten (an den kurzen Seiten) grenzen die Nervenfasern unmittelbar an die bindegewebige Hülle.

2. Kalbsauge. Der Querschnitt der im Suprachorioidealraume verlaufenden Ciliarnerven hat ovale Form. Auch hier sieht man überwiegend markhaltige Nervenfasern mit spärlicher feinkörniger Zwischenmasse innerhalb einer zarten bindegewebigen Scheide. Dieselbe ist da, wo sie mit dem Suprachorioidealgewebe in unmittelbare Berührung tritt, pigmentirt.

3. Katzenauge. Während die Gestalt des Ciliarnervenquerschnittes innerhalb der Sclera eine elliptische ist, wird dieselbe zwischen Sclera und Chorioidea langgestreckt und erscheint daselbst abgeplattet, wie seitlich zusammengedrückt. Die Nervenfasern sind fast ausschliesslich markhaltig, liegen dicht gedrängt mit spärlicher feinkörniger Zwischensubstanz nebeneinander. Die bindegewebige Scheide ist, soweit sie in der Suprachorioidea verläuft, pigmentirt.

4. Schweinsauge. Abgeplattet elliptisch ist die Form des Ciliarnervenquerschnittes in der Suprachorioidea. Innerhalb einer zarten bindegewebigen Scheide, welche nicht pigmentirt ist, liegen dicht gedrängt vorwiegend feinere markhaltige Nervenfasern, aber auch einzelne dicke (s. Fig. 2), daneben marklose. Die spärliche Zwischensubstanz ist feinkörnig; man erkennt jedoch auch ein feines Endoneurium.

5. Menschenauge. Der Ciliarnervenquerschnitt des Menschenauges erscheint zwischen Sclera und Chorioidea von abgeplattet langelliptischer Form. Die bindegewebige Scheide ist zart und stellenweise pigmentirt. Die Nervenfasern sind fast ausschliesslich markhaltig und liegen so dicht gedrängt aneinander, dass man nur hie und da eine äusserst spärliche, feinkörnige Zwischensubstanz erkennen kann. — Der Durchmesser der einzelnen Fasern ist mehr gleichmässig (s. Fig. 1).

An einem retrobulbären Ciliarnervenquerschnitt des Menschenauges, welches die Weigert'sche Färbung gut angenommen hatte, konnte ich die Zählung der markhaltigen Nervenfasern

vornehmen. Sie ergab 314 markhaltige Nervenfasern in einem Ciliarnervenquerschnitt von 10 bis 11 μ Durchmesser.

Wenn ich nun kurz resümiren darf, so ist die Form des Cilarnervenquerschnitts in der Suprachorioidea beim Hunde- und Kalbsauge oval, beim Katzen-, Schweins- und Menschenauge stark abgeplattet, elliptisch. Alle haben vorwiegend feine markhaltige Fasern neben einzelnen stärkeren. Es finden sich auch marklose Fasern und ein feines Endoneurium. Die Nervenscheide ist beim Kalbs- und Schweinsauge besonders zart. Beim Hunde- und Schweinsauge ist sie nicht pigmentirt, beim Kalbs-, Katzen- und Menschenauge mit einzelnen Pigmentzellen belegt. Das Zwischengewebe zwischen den Nervenfasern ist überall spärlich und feinkörnig, beim Hundeauge stellenweise feinfaserig (Endoneurium). Ich glaube die feinkörnige Zwischensubstanz für geronnene Lymphe halten zu sollen.

Es bleibt mir noch übrig, Herrn Professor Dr. Waldeyer für die Anregung zu dieser Arbeit und die Ueberwachung der Zeichnungen herzlichen Dank zu sagen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

1. Querschnitt eines Ciliarnerven vom Menschen. Details mit Zeiss Oc. 4 Obj. 4,0 mm Ap. 0,95.
   1. Sclera.
   2. Suprachorioidea.
   3. Spatium perichorioideale.
   4. Chorioidea.
   5. Nervus ciliaris mit einer zarten Scheide.
   6. Pigmentzelle, welche an der Nervenscheide haftet.
2. Querschnitt eines Ciliarnerven von Sus domesticus. Dieselbe Vergrösserung.
   1. Lamelle der Lamina suprachorioidea.
   2. Sclera.
   3. Nervenscheide mit Kern.
   4. Chorioidea mit 3 Blutgefässen im Querschnitt.
   5. Spatium perichorioideale.
   6. Nervus ciliaris im Querschnitt.

Literatur-Verzeichniss.

A. Goldzieher (1), Beiträge zur normalen u. pathol. Anatomie der Aderhaut. Archiv f. Augenheilkunde. Februar-März 1883.

A. Grünhagen (2), Die Nerven der Ciliarfortsätze des Kaninchens. Arch. f. mikrosk. Anatomie. XXII. S. 369.

Al. Geberg (3), Ueber die Nerven der Iris und des Ciliarkörpers bei Vögeln. Internat. Monatsschrift für Anat. u. Histol. 1. Heft, S. 7. 1884.
Boucheron (4), Nerfs de l'hémisphère antérieure de l'oeil, nerfs ciliaires superficiels, nerfs ciliaires externes etc. Comptes rendus hebd. des sciences de la société de biologie. 4. Série, T. II. Nr. 28.

Zur Frage über den Bau des Darmkanals.

Von

Prof. **N. Kultschitzky** (Charkow).

Hierzu Tafel II und III.

I.

Epithel-Becherzellen der Darmschleimhaut.

Wir wissen, dass auf der ganzen Strecke der Darmschleimhaut das Epithel cylindrisch und einschichtig, und dass dasselbe ausser zufälligen Elementen (Leukocyten) aus zweierlei Art Zellen zusammengesetzt ist — aus den charakteristischen cylindrischen Zellen mit dem Randsaum und den sogenannten Schleim- oder Becherzellen. Die letzteren sind von vielen Forschern studirt worden; indessen ist die Frage nach ihrer Entstehung, Lebensthätigkeit und ihrem Schicksale noch lange nicht endgültig entschieden. Hier, wie in jeder anderen wissenschaftlichen Frage, besonders aber einer histologischen, hängt Vieles von der Methode ab und wir werden sehen, wie die Unvollkommenheit der Methode auf die Resultate der Untersuchung ungünstig einwirkte.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass man bei der Wahl der Fixirungsmittel stets die Grundeigenschaften der Substanz, welche zu fixiren ist, im Auge haben muss; im vorliegenden Falle ist es die Schleimsubstanz oder das Mucin. Es ist uns bekannt, dass sich diese Substanz unter Anderem durch ihr besonderes Verhalten zur Essigsäure auszeichne; sie wird durch letztere gefällt und löst sich weiter nicht mehr im Ueberschusse derselben. Obgleich die Schleimsubstanz ein Glycoproteid, d. h. eine combinirte Eiweissform vorstellt, wird sie dennoch durch die Salze der schweren Metalle, unter Anderem auch durch Sublimat nicht gefällt. Mucin wird gleicherweise durch Pikrinsäure nicht gefällt.

In Erwägung nur dieser Eigenschaften der Schleimsubstanz

werden wir unbedingt zu dem Schlusse gelangen, dass die Fixirungslösung durchaus Essigsäure, als zuverlässigstes Mittel zum Fällen von Mucin, enthalten müsse. Andererseits ist es leicht einzusehen, dass die Resultate der Studien, bei denen die Schleimelemente in mit Essigsäure angesäuerten Salzlösungen nicht fixirt waren (Hoyer) oder in solchen Reagentien, wie Pikrinsäure (Paneth), natürlich nicht vollkommen richtig sind, da in diesen Fällen die Schleimelemente gar kein Mucin enthalten könnten. Dass es wirklich so ist, werden wir alsbald durch ein Beispiel aus Paneth's Arbeit beweisen[1]). Weiterhin wird ersichtlich sein, dass Paneth zu seinen Studien ein prachtvolles Tingirmittel, das Safranin, anwandte; dasselbe lieferte ihm stets eine scharf ausgeprägte dunkelviolette Färbung der Schleimsubstanz, und nur in einem Falle hatte es sich als untauglich erwiesen. Eigenthümlicher Weise erschienen die Schleimelemente eines Menschendarmes bei der Tinction mit Safranin ungefärbt, obgleich das Object ganz frisch war; es war von einem Hingerichteten nicht mehr als eine Stunde nach dem Tode entnommen worden. Diese sonderbare Erscheinung lässt sich sehr leicht erklären. Paneth arbeitete meistentheils mit Flemming'scher Flüssigkeit, welche Essigsäure enthält, und deshalb zur Fixirung der Schleimelemente vollkommen verwendbar ist. Leider ist der Darmkanal der erwähnten Menschenleiche, die zu Paneth's Diensten stand, von diesem in Pikrinsäurelösung fixirt worden; dabei verloren die Becherzellen ihre Schleimsubstanz, und die Safraninfärbung konnte zu keinen Resultaten führen. Weiterhin werden wir sehen, dass einige in Hoyer's eingehender Arbeit[2]) angeführten Ergebnisse negativen Charakters in gleichem Maasse auf Unvollkommenheit der Fixirungsmethode basiren. Die von mir selbst untersuchten Objecte wurden in meiner seit langem in die histologische Technik eingeführten Flüssigkeit fixirt oder aber in folgender Modification:

Kali bichromicum 2 Th.
Hydrarg. sublimat. 0,25 Th.

---

1) Paneth, Ueber die secernirenden Zellen des Dünndarmepithels. Arch. für mikrosk. Anatom. Bd. 31, Heft 2, S. 113. 1888.

2) H. Hoyer, Ueber den Nachweis des Mucins in Geweben mittelst der Färbemethode. Arch. für mikrosk. Anatom. Bd. 36, Heft 2, S. 310. 1890.

2% Essigsäure	50 Th.
96° Alkohol	50 Th.

Aus dieser Mischung fällt ein Theil von Kali bichromic. aus, und deshalb muss die Flüssigkeit einige Tage nach der Anfertigung, am besten am anderen Tage, filtrirt werden. Kleine Stücke des Objects wurden sehr gut fixirt in einem verhältnissmässig kurzen Zeitraume von 4—6 Tagen, je nach der Grösse des Objects. Darauf wurden sie in Paraffin eingebettet und geschnitten.

Behufs Färbung der Schleimsubstanz wurde mit grösserem oder geringerem Erfolg eine grosse Anzahl von Farbstoffen benutzt; die Mehrzahl derselben gehörte der Rosanilingruppe an. Mir erscheint jedoch als beste Färbung die zuerst von Paneth empfohlene mit Safranin (Fig. 1). Auf Grund der Arbeit Paneth's, Lankowsky's[1]) und meiner eigenen Beobachtungen kann ich mit Bestimmtheit behaupten, dass das Mucin bei zweckentsprechender Fixirung, z. B. in Flemming'scher Flüssigkeit oder meiner obengenannten Mischung, stets dunkelviolett, fast schwarz gefärbt wird, wobei es gar nicht nothwendig ist, irgend welche entfärbende Flüssigkeiten anzuwenden. Die Schnitte werden einfach kürzere oder längere Zeit in starkem Alkohol ausgewaschen und darauf in Canadabalsam eingeschlossen. Ich kann auf keine Weise mit Hoyer einverstanden sein, wenn derselbe Safranin für ein zur Färbung der Schleimsubstanz wenig brauchbares Mittel hält[2]). In der That wird das Safranin beim Fixiren der Objecte in Sublimatlösung, wie das Hoyer gethan, keine positive Resultate liefern, doch nicht deshalb, weil es an und für sich ein unzuverlässiges Färbungsmittel wäre, sondern nur deshalb, weil die Objecte Hoyer's schwerlich nach der Fixation die Schleimsubstanz behalten hatten.

Bei meinen eigenen Beobachtungen benutzte ich Safranin G. Ich löste dasselbe in 2% Essigsäure ad libitum; je stärker die Lösung, desto schneller tritt selbstverständlich die erforderliche Färbung ein; es ist jedoch dabei nothwendig, dass die Schnitte in der Färbungsflüssigkeit nicht weniger als 24 Stunden, noch besser 2—3 Tage liegen. Wie ich bereits bemerkt hatte, liefert die Safraninfärbung constante und tadellose Resultate;

1) Lankowsky, Becherzelle. St. Petersburg 1891 (russisch).
2) l. c. p. 314.

sie ist um so werthvoller, da sie nicht verschwindet, sogar bei sehr andauernder Waschung in starkem Alkohol, z. B. im Zeitraume von einigen Monaten. Dessen ungeachtet können wir das Safranin nicht für eine das Mucin specifisch tingirende Substanz halten, da die Erfahrung zeigt, dass dasselbe unter gleichen Bedingungen auch einige andere Bildungen färbt, z. B. elastische Fasern und dabei in gleichem Maasse electiv und constant.

Ausser Safranin versuchte ich behufs Färbung der Schleimsubstanz auch einige andere mit Safranin verwandten Stoffe anzuwenden; von denselben lieferte das beste Resultat das Toluylenroth, ein Farbstoff aus der Eurhodingruppe, das in der Technik unter dem Namen Neutralroth bekannt ist[1]). Ich benutzte es vollkommen so, wie das Safranin. Haben die Schnitte in der Farbelösung eine genügende Zeit lang (2—3 Tage) gelegen und sind gut in Alkohol ausgewaschen, so erhält man stets eine ausschliessliche dunkelbraune oder sogar schwarze Färbung der Schleimsubstanz, wobei alle übrigen Elemente (ausser den Mastzellen) vollkommen ungefärbt bleiben, wenn das Object in meiner obenangeführten Mischung, mit der ich in letzter Zeit ausschliesslich arbeitete, gut fixirt worden war. Auch Hoyer wandte das Neutralroth an, aber, wie es scheint, ohne grossen Erfolg[2]).

Von den Mitteln, welche man beim Studium der Schleimelemente verwerthen kann, ist noch hinzuweisen auf Thionin oder Lauth's Violett, das zu diesem Zwecke erst vor kurzem von Hoyer eingeführt worden ist[3]). Thionin ist freilich kein specifisches Mittel zum Tingiren von Mucin, doch unter gewissen Umständen, in Folge der scharf ausgesprochenen Erscheinungen der Metochromasie, erhalten die Schleimelemente ihre eigenthümliche Nuance, und sind deshalb an den Präparaten scharf sichtbar. Sogar beim Gebrauche von schwachen Thioninlösungen, wobei der Schnitt nur schwach blau gefärbt wurde, konnte Hoyer eine intensive roth-violette Färbung des schleimigen Theiles der Becherzellen beobachten. Ebenso wie Thionin wirkt nach Hoyer

1) R. Nietzky, Chemie der organischen Farbstoffe. Berlin 1894, S. 199—200.

2) l. c. p. 319.

3) l. c. p. 314.

auch Methylenblau, dessen Grundlage im Wesentlichen Thionin bildet. In manchen Fällen kann die Färbung mit Thionin selbstverständlich von gewissem Nutzen sein, aber zweifelsohne ist es nicht im Stande, solche Farbstoffe, wie Safranin und Neutralroth, zu ersetzen.

Wenden wir uns jetzt zur Schilderung einiger Daten betreffs der Schleimelemente, die den Gegenstand unseres Studiums bilden, d. h. der Becherzellen des Darmkanals. Jede Becherzelle besteht, wie bekannt, aus zwei differenten Theilen — dem protoplasmatischen Theile nebst Kern und dem schleimigen Abschnitte oder der sogenannten Theca, wie ihn F. E. Schulze benannt hat[1]).

List[2]) ist zu dem Schlusse gelangt, dass die beiden obengenannten Theile der Becherzelle nicht scharf von einander abgegrenzt sind; im Gegentheil, der schleimige Abschnitt ist nach seiner Meinung von einem Netze durchsetzt, das mit dem Protoplasma des Zellleibes in Verbindung steht[3]). List unterscheidet im schleimigen Theile der Becherzelle zwei Substanzen — die Filarmasse und die Interfilarmasse. Diese stellen ohne Zweifel eine Entartung des Zellleibes vor, und, obgleich die Filarmasse der Theca nach List's Meinung mit dem Protoplasma des Zellleibes verbunden sei, kann dieselbe auf keine Weise mit diesem letzteren identificirt werden, wie List das auch selbst ausgesprochen hat[4]).

Eine andere Ansicht über den Bau des schleimigen Theiles der Becherzellen ist von Paneth geäussert worden[5]). Paneth meint, der Theca-Inhalt bestehe immer aus Körnern und einer gewissen Menge homogener Substanz. Die netzförmige Structur des schleimigen Theiles der Becherzelle hält Paneth für ein

---

1) F. E. Schulze, Epithel und Drüsenzellen. Arch. für mikrosk. Anatom. Bd. 3. 1867.

2) S. H. List, Ueber Becherzellen. Arch. für mikrosk. Anatom. Bd. 27, Heft 4, S. 481. 1886.

3) l. c. p. 544.

4) S. H. List, Ueber den feineren Bau schleimsecernirender Drüsenzellen nebst Bemerkungen über den Secretionsprocess. Anatom. Anzeiger, 1889 Nr. 3.

5) Paneth, Arch. für mikrosk. Anat. Bd. 31.

Artefact, das vielleicht durch die Einwirkung der fixirenden Reagentien hervorgerufen worden sei[1]).

Lankowsky, der unter der Leitung des geistreichen, im frühen Alter dahingeschiedenen Forschers, A. Dostojewsky, gearbeitet hat, gelangt zu dem Schlusse, dass die Theca der Becherzelle an fixirten Objekten nicht immer gleich aussehe — sie enthält entweder homogene Substanz (Haut von Forellenembryonen) oder eine granulirte (Aalhaut), oder netzförmige (Dünndarm der Katze), wobei dieses Netz mit dem Protoplasma des Zellleibes nicht zu verwechseln ist[2]). Lankowsky meint, man müsse die Ursache der Verschiedenheit der Ansichten über den Theca-Bau der Becherzelle in den Untersuchungsmethoden suchen und schliesst sich hierin einigermaassen an Paneth an.

Die Resultate meiner eigenen Beobachtungen über den Theca-Bau der Becherzelle nähern sich am meisten der Beschreibung Lankowsky's. In der That erscheint das Schleimsecret der Becherzelle nicht gleich, je nachdem, welche Thierspecies gewählt wurde. So z. B. besitzen die Becherzellen der Darmschleimhaut der Katze eine Theca mit einem scharf ausgeprägten und höchst charakteristischen netzförmigen Bau (Fig. 2 und 3). An Präparaten, die nach obiger Methode angefertigt sind und mit Neutralroth gut gefärbt waren, kann man deutlich Netze ziemlich dicker, intensiv schwarz tingirter Balken beobachten; mir scheint es, als ob zwei ineinandergelagerte Netze, die sich gegenseitig nirgends berühren, vorhanden wären. Die Balken beider Netze sind stets durch eine gewisse Menge durchsichtiger Substanz, die bräunlich gefärbt ist, von einander getrennt. Wo man die Becherzelle bei der Katze auch nimmt, sei es an der Oberfläche oder in den Drüsentubuli, überall erschien dasselbe Bild.

Ich muss dabei bemerken, dass ich einen so scharf ausgeprägten netzförmigen Bau der Theca bei anderen Thieren nicht beobachtet habe, obgleich ich stets mit denselben Reagentien arbeitete und stets absolut frisches Material anwandte; hieraus ist es mir wenigstens begreiflich, dass im Baue der Theca der Schleimelemente wirklich einige Unterschiede existiren, die durch

1) l. c, p. 131 u. 136.
2) l. c. p. 62.

Reagentieneinwirkung nicht erklärt werden können; doch sind diese Unterschiede keine wesentlichen und können kein besonderes Interesse erregen, wie das Stöhr ganz richtig bemerkt, schon deshalb, weil wir hier offenbar mit dem Secret der Zelle zu thun haben, das sich an der freien Oberfläche ausscheidet, unabhängig von seinem Baue. Meine eigenen Beobachtungen haben mich ausserdem davon überzeugt, dass der schleimige Theil, wie er auch gebaut sei, scharf von dem protoplasmatischen Theil der Zelle abgesondert ist; ich spreche selbstverständlich in dem Sinne, dass in den schleimigen Theil das Stroma des Protoplasmas auf irgend eine bedeutende Strecke nicht eindringe; an den Seitentheilen aber der Theca ist die Schleimsubstanz, wie es scheint, vollkommen getrennt von jener unbedeutenden protoplasmatischen Schicht, welche man gewöhnlich als Hülle der Becherzelle bezeichnet.

Was die physiologische Rolle der Becherzellen anbelangt, so ist eine Seite derselben klar, — jede Becherzelle secernirt eine gewisse Menge Schleimsubstanz, und von diesem Standpunkte aus kann man sie als einzellige Drüse betrachten. Wir müssen aber gestehen, dass viele Seiten der Thätigkeit von Becherzellen noch lange nicht genügend aufgeklärt sind. Zu solchen unaufgeklärten Fragen gehört unter Anderem die, wie lange das Schleimelement fungiren könne, ob es zu Grunde gehe, nachdem seine Theca sich einmal entleert hat, oder ob sich der verloren gegangene Theil der Zelle regeneriren und wieder fungiren könne. Sowohl die eine als auch die andere Vermuthung haben ihre Vertheidiger. So ist List, der die Schleimelemente meistentheils in den geschichteten Epithelien der Fische und Amphibien studirt hat, zu dem Schlusse gekommen, die Schleimelemente können mehrere Male fungiren, gingen aber dann zu Grunde und würden in den geschichteten Epithelien einfach an die freie Oberfläche ausgestossen. Andere Autoren, hauptsächlich Paneth, denken, dass die Schleimzelle nach der Entleerung der Theca wieder hergestellt werde, indem sie sich in eine gewöhnliche Epithelzelle umwandele. Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen bin ich geneigt, letztere Ansicht zu unterstützen.

Wenigstens entspricht das, was ich an meinen Präparaten gesehen, vollkommen der Beschreibung Paneth's. An jener Stelle, wo die verödete Becherzelle liegt, bemerkt man anfangs

eine trichterförmige Vertiefung, die von den Randsäumen der benachbarten Epithelzellen begrenzt ist. Im weiteren Laufe gleicht sich diese Vertiefung aus, und an der Stelle der gewesenen Becherzelle finden wir eine schmale Epithelzelle, welche sich noch dadurch von den benachbarten Elementen unterscheidet, dass sie eine grössere Fähigkeit besitzt, färbende Pigmente zu absorbiren. Nach einiger Zeit wird diese schmale Zelle vollkommen den die Darmzotte bekleidenden Epithelzellen ähnlich. Für einen derart ablaufenden Process spricht wenigstens der Umstand, dass zwischen den schmalen und den gewöhnlichen Zellen eine ganze Reihe von Uebergangsformen existiren. Zu Gunsten jener Ansicht, dass die Schleimelemente bei ihrer Thätigkeit nicht zu Grunde gehen, kann man ausser dem Gesagten noch viele Gründe anführen. Nehmen wir die Epithelüberzüge, die durchgehends aus Becherzellen bestehen, wie z. B. das Epithel an der freien Oberfläche des Magens, insbesondere seines Ausganges, so wird hier, ungeachtet der scharf ausgesprochenen schleimigen Metamorphose der Epithelelemente, doch Niemand behaupten wollen, dass die Epithelzellen, welche ihren Schleim ausgeschieden haben, zu Grunde gehen sollten. Im Gegentheil kann man sich hier leicht davon überzeugen, dass bald nach der Schleimsecretion die Epithelzelle etwas an Höhe abnimmt, später aber, nach einiger Zeit, wieder ihre normale Grösse mit dem früheren Vorrath an Schleimsubstanz erlangt, und es liegt gar kein Grund vor zu denken, dass die Zellen dieses Ueberzuges weniger Zeit als andere leben. Freilich unterscheidet sich das Darmepithel etwas vom Magenepithel der verschiedenen physiologischen Rolle dieses Abschnittes des Verdauungsapparates gemäss; es ist jedoch nicht zu vergessen, dass entwicklungsgeschichtlich das eine wie das andere Epithel vollkommen identisch ist. Mir wenigstens scheint es, dass, in Erwägung dieses letzteren Umstandes, es schwer ist, einen principiellen Unterschied in dem Schicksale der Becherzellen des Darmkanales und des Magens zuzulassen, umsomehr, da ihre Bestimmung scheinbar eine vollkommen gleiche ist.

Sollten weiterhin die Becherzellen der freien Oberfläche der Darmschleimhaut bei ihrer Thätigkeit zu Grunde gehen, so müsste selbstverständlich ihre Zahl durch Theilung anderer Zellen sich ergänzen, und würden wir unbedingt im Epithelüberzuge karyokinetische Theilungen antreffen, welche umsomehr scharf

ausgeprägt wären, jemehr Becherzellen vorhanden waren; doch kommen die karyokinetischen Figuren in dem die Schleimhaut auskleidenden Epithel nur in geringer Anzahl vor, eher als Ausnahme. In den Lieberkühn'schen Drüsen, deren Epithel im Wesentlichen mit demjenigen der freien Oberfläche identisch ist, sind zwar karyokinetische Figuren beständig vorhanden, wenn auch nur in geringer Anzahl; jedoch auch hier können wir mit Bestimmtheit nicht behaupten, dass die sich theilenden Zellen die zu Grunde gegangenen Schleimelemente ersetzen sollten. Ein frappantes Beispiel einer lange dauernden Existenz der Becherzellen und der Fähigkeit derselben zur Regeneration stellen endlich die Lieberkühn'schen Drüsen des Dickdarmes dar, deren Epithel fast durchgehends aus Becherzellen besteht; und sollten diese letzteren eine sehr kurze Lebensdauer haben, so würde der Ersatzprocess derselben auf keine Weise sich der Beobachtung entziehen können. Auf diese Weise bin ich auf Grund meiner eigenen Studien und auch vieler Daten in der Literatur mehr geneigt, die Ansichten Paneth's anzunehmen.

In letzter Zeit hat Hoyer den Theca-Inhalt mit den Körnchen der γ-granulirten Zellen Ehrlich's identificirt[1]). Er entschliesst sich zwar nicht, dies mit Bestimmtheit zu behaupten und hält eine umständlichere Prüfung dieser Frage für nothwendig, ehe das letzte Wort ausgesprochen werden könnte. Nichtsdestoweniger weist er darauf hin, dass Mucin und die Körnchen der γ-granulirten Zellen sich vollkommen gleich zu den Farbstoffen verhalten. Wir können die Ansichten Hoyer's nicht bestätigen; im Gegentheil müssen wir auf Grund eigener Beobachtungen sogar behaupten, dass zwischen Mucin und den Granula der Mastzellen ein sehr wesentlicher Unterschied, und namentlich bezüglich der Farbstoffe, bestehe. Bei unseren Studien, bei der Fixirung in meinen Lösungen oder in Flemming'scher Flüssigkeit und bei der Färbung mit Safranin erhielten wir stets ein und dasselbe Resultat, d. h.: die Theca der Becherzellen färbt sich dunkelviolett, fast schwarz, die Granula der Mastzellen dagegen gelb oder orange (Fig. 4), wobei der Unterschied im Verhalten dieser Bildungen zum Safranin keinem Zweifel unterliegen kann, besonders wenn wir darauf Acht geben,

1) H. Hoyer, Arch. für mikrosk. Anatom. Bd. 36, S. 357.

dass die Safraninfärbung der Schleimsubstanz eine höchst dauerhafte ist, während die Tinction der γ-granulirten Zellen bei nur einigermaassen andauerndem Waschen in starkem Alkohol leicht verschwindet. Was Neutralroth anbelangt, so färbt es, wie oben gesagt, specifisch die Theca der Becherzellen schwarz oder dunkelbraun, ohne die geringste Spur von rother Farbe, die Mastzellen aber erhalten eine schöne dunkelrothe Tinction (Fig. 5). Weiterhin hat auch das Methylenblau bei unserer Fixirungsmethode uns andere Resultate, als Hoyer geliefert; bei Anwendung dieses Farbstoffes erhielten wir stets eine prachtvolle, elective blaue oder dunkelblaue Färbung der Mastzellen, fast ohne jegliche Erscheinungen von Metachromasie, während die Theca der Becherzellen stets ungefärbt blieb. Nur über einen Punkt stimmen wir mit Hoyer überein, darin, dass die Theca der Becherzellen und die Granula der Mastzellen zweifelsohne basophile Eigenschaften besitzen.

Es wird nicht überflüssig sein, zu erwähnen, dass Ehrlich, wie das Hoyer aus seinem privaten Briefwechsel mit diesem berühmten Kenner der Leukocyten geschlossen hat, die Identität der Granula der Mastzellen mit dem Mucin in Abrede stellt[1]).

II.

Epithelzellen mit acidophilen Körnern.

Im Epithelüberzuge des Darmkanals hatte ich Gelegenheit Elemente zu beobachten, welche, soviel mir bekannt, bisher von andern Beobachtern noch nicht beschrieben worden sind und welche im Zusammenhange mit den Ergebnissen, die wir schon längst in der Histologie des Darmkanals besitzen, ohne Zweifel ein grosses Interesse darbieten.

Die Elemente, von denen jetzt die Rede ist, können am leichtesten unter folgenden Bedingungen untersucht werden: die Objecte müssen gut fixirt werden in meiner obenerwähnten Flüssigkeit, und gefärbt mit der Ehrlich-Biondi'schen Mischung (Säurefuchsin, Orange, Methylgrün). Dabei erweist sich, dass die in Rede stehenden Elemente nach ihren morphologischen Eigenschaften sich durch nichts von den gewöhnlichen Darmepi-

1) H. Hoyer, l. c. p. 359.

thelzellen (mit Randsaum) unterscheiden; mithin enthalten sie in ihrem Protoplasma besondere charakteristische Körner. Diese letzteren können entweder sehr zahlreich sein und mehr als die halbe Zelle einnehmen stets an der Seite, welche zum unterliegenden Gewebe gewendet ist, oder es ist ihre Menge eine geringe, zuweilen beträgt dieselbe ein kaum bemerkbares Minimum. Zellen mit solchen Körnern sind auch in dem die Darmzotten bekleidenden Epithel und im Epithel der Lieberkühn'schen Drüsen eingelagert.

Bei kurz dauernder Färbung (24 Stunden) erhalten die Körner dieser Zellen eine helle gelbe Tinction, wobei sie aus der erwähnten Mischung das Orange aufnehmen; währt aber die Färbung mehrere Tage, so werden sie roth, da sie schon Säurefuchsin absorbiren. Zu dieser Zeit sind die in Rede stehenden Elemente besonders deutlich sichtbar, weil alle übrigen Zellen schmutzig blau gefärbt erscheinen (Fig. 6, 7, 8). Auf Grund jenes Umstandes, dass die von uns untersuchten Körner aus der erwähnten Ehrlich-Biondi'schen Mischung nur Orange und Säurefuchsin absorbiren, d. h. ausschliesslich nur saure Farben, sind wir berechtigt, den Schluss zu ziehen, dass diese Körner ohne Zweifel acidophile Eigenschaften besitzen.

Ehe davon zu sprechen, wann und unter welchen Umständen diese Elemente im Laufe des Verdauungsaktes auftreten und welche Bedeutung dieselben in diesem letzteren haben können, müssen wir darauf hinweisen, dass Elemente mit acidophilen Körnern schon längst von R. Heidenhain beschrieben worden sind[1]); doch waren es keine Epithelzellen, sondern Leukocyten, welche Heidenhain aus der ganzen Masse von Leukocyten, die in der Darmschleimhaut liegen, als besondere Gruppe gesondert hat[2]). Nach seiner Beschreibung besitzen diese Leukocyten bei der Färbung mit Ehrlich-Biondi'scher Mischung ein ungefärbtes Protoplasma, in welchem intensiv rothe Körner gelegen sind, und dabei sind sie entweder sehr zahlreich und liegen im Zellkörper als dichte Masse, oder ihre Zahl ist gering und dann liegen sie zerstreut umher. Ebenso wie die von uns in den Epithelzellen beschriebenen Körner färben sich anfangs die rothen

1) R. Heidenhain, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflüger's Archiv Bd. 43 (Supplementheft) 1888.

2) l. c. p. 41.

Körner der Heidenhain'schen Leukocyten in der Ehrlich-Biondi'schen Mischung gelb und erst bei lang dauernder Tinction tritt ihre intensiv rothe Farbe hervor. Ungeachtet dessen, dass sie durch Osmiumsäure leicht schwarz gefärbt werden, können sie auf auf keine Weise für Fettkörnchen gelten, da sie weder in starkem Alkohol, noch in Aether löslich sind.

Ich halte es für nothwendig, diese Eigenschaften der Körner in den Heidenhain'schen Leukocyten etwas zu betonen, damit kein Zweifel erübrige, dass sie vollkommen identisch sind mit den Eigenschaften der acidophilen Körner in den Epithelelementen des Darmkanals.

Den Untersuchungen Heidenhain's zufolge spielen die charakteristischen Zellen mit den rothen Körnern ohne Zweifel irgend welche Rolle beim Verdauungsakte; dieses folgt daraus, dass, wenn ein sich normal nährendes Thier nur einmal gut angefüttert wird und darauf nach 14—16 St. von demselben der Darmkanal entnommen und histologisch untersucht wird, man in der Schleimhaut desselben ohne Schwierigkeiten eine grosse Anzahl von rothgranulirten Leukocyten beobachten kann. Jedenfalls steht ihr Auftreten scheinbar mit irgend welcher bestimmten Art von Diät in keiner Verbindung, und Heidenhain sagt, diese Elemente erscheinen stets in grosser Anzahl bei energischer Thätigkeit des Darmkanals, wodurch dieselbe auch hervorgerufen worden sei. So z. B., wenn man einem Hunde, der schon 5 Tage gehungert hat, am 6. oder 7. Tage zu 2 Mal ein gewisses Quantum Magnesia sulfurica eingiebt und darnach den Darmkanal untersucht, so erscheint in der Schleimhaut desselben, sowohl in den Darmzotten als auch in der subglandulären Schicht eine Masse roth-granulirter Leukocyten. Durch dieses Experiment beweist Heidenhain, dass sogar ein einfacher chemischer Reiz das Auftreten von roth-granulirten Leukocyten hervorrufe.

Was die Natur dieser Körner anbelangt, so gesteht Heidenhain, dass er in Bezug auf diese Frage nur sehr wenig Bestimmtes aussprechen könne. Jedenfalls bieten sie schwerlich eine vollkommene Identität mit den Körnchen der Ehrlich'schen eosinophilen Zellen. Wenigstens hat Ehrlich, dem Heidenhain seine Leukocyten demonstrirte, dieselben als seine α-granulirten Zellen nicht anerkannt, und selbst Heidenhain konnte ja darauf nicht beharren, da es ihm nicht gelungen ist, die Körner

der von ihm beschriebenen Leukocyten mit Eosin zu färben, was im Wesentlichen hauptsächlich die acidophile Körnung Ehrlich's charakterisirt[1]).

Heidenhain berührt die Frage nicht, ob die von ihm beschriebenen rothen Körner die Structur des Zellkörpers selbst vorstellen, oder ob diese Körner von aussen her von den Leukocyten nur ergriffen seien; die Entstehung der von ihm beschriebenen roth-granulirten Leukocyten besprechend, versucht er jedoch mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit eine sehr interessante Thatsache festzustellen, und namentlich, dass die in Rede stehende Form von Leukocyten nicht vom Blutstrome hergebracht werde, sondern innerhalb der Grenzen der Schleimhaut des Darmkanals lebe und wirke. Mir jedoch scheint es, dass die Frage darüber, ob die rothen Körner wirklich eine beständige Structur des Zellkörpers vorstellen, zur Entscheidung gestellt werden könne, und dabei in gleichem Grade, sowohl für die Heidenhain'schen Leukocyten, als auch für die von mir beschriebenen Epithelzellen mit acidophilen Körnern.

Sollte diese Frage in negativem Sinne entschieden worden sein, d. h. sollten wir annehmen, dass die acidophilen Körner in diese Elemente von aussen her eingeführt wären und gewissermaassen eine zufällige Eigenthümlichkeit des Protoplasmas dieser Bildungen abgeben, so würde unter Anderem die Vermuthung Heidenhain's vollkommen begreiflich sein, dass die acidophilen Elemente der Schleimhaut des Darmkanals so oder anders sich nur an diesem Orte entwickeln und folglich für eingewanderte nicht angesehen werden können. Mithin würde sich das Feld für neue, vielleicht genügend begründete Vermuthungen über den Verdauungsakt erweitern.

In folgender Schilderung will ich einige Thatsachen anführen, die uns bei der Entscheidung der gestellten Frage behilflich sein sollen. Auf Grund der Beobachtungen von Heidenhain müssen wir annehmen, dass die roth-granulirten Leukocyten nach der Anzahl der in ihnen eingeschlossenen Körner weitaus nicht gleich sind, wobei Heidenhain diesem Umstande irgend welche wichtige Bedeutung nicht zuschreibt. Was die von mir beschriebenen Epithelzellen mit acidophilen Körnern anbelangt,

1) l. c. p. 80.

so ist aus der obigen Schilderung nicht schwer zu ersehen, dass die Menge der acidophilen Körner in diesen Elementen ebenfalls eine verschiedene sei. Das Minimum und Maximum ihrer Anhäufung weisen einen sehr bedeutenden Unterschied auf. Bei vollkommen gleicher Grösse und Form der Epithelzelle erblicken wir ein Mal eine geringe Menge feiner Körner, die zerstreut liegen, ein anderes Mal eine dichte Masse grober und feiner Körner, die wenigstens die Hälfte der Zelle ausfüllen, welche zum unterliegenden Gewebe gewendet ist. Wie oben gesagt, können diese Elemente angetroffen werden, sowohl an der Oberfläche der Darmzotten, als auch in den Lieberkühn'schen Drüsen und zwar auf der ganzen Strecke dieser letzteren. Wo diese beschriebene Form der Epithelzellen auch vorkommt, unterscheidet sie sich von den benachbarten Elementen nur durch Anwesenheit von rothen Körnern, und je weniger dieser letzteren, desto mehr Aehnlichkeit mit den benachbarten Elementen. Gleich Heidenhain versuchte auch ich aufzuklären, unter welchen Bedingungen die Epithelzellen mit acidophilen Körnern erscheinen. Die Ergebnisse meiner Beobachtungen sind etwas verschieden von dem, was Heidenhain für seine Leukocyten festgestellt hat. Nährte sich das Thier gewöhnlich, so konnte man im Darmepithel desselben stets eine gewisse Menge Epithelzellen mit acidophilen Körnern finden; dabei kommen sie scheinbar in etwas grösserer Menge im Gebiete der Lieberkühn'schen Drüsen vor, als an der Zottenoberfläche War das Thier, welches sich normal nährte, nur ein Mal gut mit Fleisch gefüttert, und darnach nach 14—16 St. getödtet worden, wie es Heidenhain that, so war die Menge der Epithelzellen mit acidophilen Körnern ungleich grösser, als im ersten Falle. In dieser Hinsicht sind die Resultate meiner Beobachtungen vollkommen gleich den Beobachtungen Heidenhain's, der bei diesem Experiment eine maximale Anhäufung von rothen Leukocyten erhielt. Ich habe noch ein anderes Experiment von Heidenhain wiederholt, um aufzuklären, wie das Hungern auf die Menge der von mir beschriebenen Epithelzellen mit acidophilen Körnern einwirkt. Das Thier hungerte ungefähr 8 Tage, am 6. und 7. Tage wurde demselben zwei Mal zu 15 g Magnesia sulfurica eingegeben, am 8. Tage am Morgen wurde noch 15 g eingegeben, und zur Mittagszeit wurde das Thier getödtet. Bei der Untersuchung des Darmkanals fand ich bei diesem Thiere keine Epithelzellen mit einigermaassen deut-

lich ausgeprägten acidophilen Körnern. In diesem Falle stimmen die Ergebnisse meiner Beobachtungen nicht überein mit dem, was Heidenhain für seine Leukocyten gefunden hat, indem er sah, dass auch in diesem Falle die rothen Leukocyten in gesteigerter Menge auftraten. Die soeben angeführten Daten der Untersuchung, ungeachtet ihrer ganzen Unvollkommenheit, berechtigen mich, wie mir scheint, die Bedeutung der acidophilen Elemente der Darmschleimhaut auslegen zu dürfen. Dabei jedoch halte ich es für meine Pflicht, mir vorzubehalten, dass meine Vermuthungen nur die von mir beschriebenen Epithelzellen mit acidophilen Körnern betreffen.

Was aber die Heidenhain'schen Leukocyten anbelangt, so will ich jetzt darüber auf Grund der Untersuchungen von Heidenhain sprechen, obgleich meine persönlichen Beobachtungen die letzteren auch nicht vollkommen bestätigen.

Gehen wir also zur Entscheidung der Frage über, ob die acidophilen Körner wirklich ein beständiges Structurelement des Zellleibes der in Frage stehenden Bildungen vorstellen.

Heidenhain nimmt an, dass die rothen Leukocyten jedenfalls den thätigen Zustand des Darmkanals charakterisiren, einerlei, ob dieser thätige Zustand durch Verabreichung von Speisen oder durch einen einfachen chemischen Reiz hervorgerufen wurde. Bei meinen Untersuchungen kommen indessen die acidophilen Körner in den Epithelzellen nur während des Verdauungsaktes vor und fehlen in der Hungerperiode. Ein einfacher chemischer Reiz bedingt ihr Erscheinen nicht; im Gegentheil, in der Periode der am schärfsten ausgeprägten absorbirenden Thätigkeit des Darmkanals wächst die Menge der Epithelzellen mit acidophilen Körnern ad maximum heran. Diese Daten scheinen schon genügend zu sein, um daraus schliessen zu können, dass die acidophilen Körner in den Epithelzellen eins der Resultate der Verdauungsthätigkeit des Darmkanals sind, und sollte das so sein, so wird es höchst wahrscheinlich, dass die acidophilen Körner von aussen her in die Epithelzellen einwandern. Ausserdem sahen wir oben, dass die Menge der acidophilen Körner in den einzelnen Elementen bei weitem keine gleiche sei, und dass sich die Hauptmasse der Körner in der Hälfte des Zellelements anhäufe, welche zum unterliegenden Gewebe gewendet ist.

Diese Erscheinungen lassen sich leicht und verständlich dadurch erklären, dass die Zellelemente nicht gleichzeitig arbeiten, dass eine jede Zelle im Fixationsmoment sich nur in einem bestimmten Thätigkeitsstadium befand. Jene Zellen, in denen wir eine geringe Menge von acidophilen Körnern sehen, ergreifen vielleicht dieselben nur, d. h. befinden sich in der ersten Periode ihrer Thätigkeit oder haben ihre Körner schon abgegeben, d. h. gehen in den Zustand der zeitweiligen Ruhe über. Jene Zellen indessen, in welchen wir eine maximale Menge der acidophilen Körner antreffen, sind am Höhepunkte ihrer Thätigkeit von der Fixirung ergriffen worden, vielleicht nicht lange vor der Zeit, wo sie im Begriffe waren, ihre Körner weiter, d. h. in die Gewebezwischenräume der Darmzotte oder der Drüsenschicht der Schleimhaut, zu befördern. Auf diesem Wege werden sie von den Leukocyten Heidenhain's aufgegriffen. Diese letzte Vermuthung kann schwerlich bei der gegenwärtigen Lage unserer Wissenschaft bewiesen werden, doch hat sie an sich nichts Unwahrscheinliches; im Gegentheil, es ist vielleicht die einzige Vermuthung, die uns die vollkommene Identität der Leukocytenkörnchen Heidenhain's mit den Körnern in den Epithelzellen unter obigen Bedingungen, d. h. unter Annahme der Unbeständigkeit derselben, zu erklären vermag. Ausserdem gehören die Leukocyten Heidenhain's, soviel mir bekannt ist, ohne Zweifel zu den Phagocyten. Ist die geschilderte Sachlage in der That eine solche, d. h. werden die acidophilen Körner von den Epithelzellen aus der Höhle des Darmkanals aufgegriffen oder aus den von ihnen aufgenommenen Producten gebildet und später so oder anders den Leukocyten übergeben, so dürften wir einige, schon früher geäusserte Hypothesen bestätigen und könnten uns manche Bilder erklären, die auf den ersten Blick paradox erscheinen und die wir z. B. in dem Aufsatze Heidenhain's finden. Dieser Autor constatirt unter anderem, dass bei übermässiger Nahrung die Zahl der rothen Leukocyten abnimmt, obgleich sie bedeutend wächst, wenn das Thier einmal gut angefüttert worden ist. Mir scheint es, dass diese auf den ersten Blick so paradoxe Erscheinung in Wirklichkeit sich leicht erklären lasse. Es ist vollkommen natürlich, dass bei übermässiger Thätigkeit der Epithelzellen die absorbirende Fähigkeit derselben in geringerem oder grösserem Maasse abgeschwächt werden kann. Und

wenn die rothen Leukocyten nur so viel acidophile Körner erhielten, wie von den Epithelzellen geliefert wurden, so kann freilich bei abgeschwächter Thätigkeit dieser letzteren auch die Zahl dieser Leukocyten leicht abnehmen, wie das die Beobachtungen Heidenhain's beweisen.

Da wir über die Bedeutung der Epithelzellen mit acidophilen Körnern sprechen und sie als ein Product der absorbirenden Thätigkeit des Epithelüberzuges betrachten, so berühren wir unwillkürlich den Absorptionsprocess und im Allgemeinen die Activität der lebenden Zelle. Hoppe-Seyler hat schon längst den Satz ausgesprochen, dass der Absorptionsprocess im Darmkanal das Resultat der Thätigkeit des lebenden Protoplasmas sei. Dieser Grundsatz war gewissermaassen nur für einige in Wasser unlösliche Substanzen bewiesen, unter anderem für Fett. Was die übrigen Substanzen anbelangt, und besonders das Eiweiss, den Hauptnahrungsstoff, so gab es nur mehr oder weniger wahrscheinliche Vermuthungen. So z. B. glaubte Hoffmeister, die Peptone würden von den Leukocyten aufgegriffen und in diesen wieder in Eiweiss verwandelt. Heidenhain stellte dieser Hypothese schlagende Gründe und Befunde entgegen und sprach zu gleicher Zeit die Ansicht aus, dass die Peptone schon in den Epithelzellen wieder in Eiweissstoff verwandelt würden[1]).

Ich kenne die Beschaffenheit der acidophilen Körner in den von mir beschriebenen Epithelzellen nicht genau, aber sie besitzen einen Eiweisscharakter. Ich kann ebenfalls nicht behaupten, dass diese Albuminkörner ein Product der Verwandlung von Pepton in Albumin wären; jedoch hat solche Vermuthung an sich nichts Unwahrscheinliches, umsomehr, da Heidenhain, wie eben erwähnt, zu dem Schlusse kommen musste, dass der am meisten zulässige Ort der Verwandlung von Pepton in Albumin die Epithelschicht des Darmkanals wäre.

Die Epithelzellen mit acidophilen Körnern sind noch in einer anderen Hinsicht interessant, und namentlich klären sie gewissermaassen die Bedeutung der Lieberkühn'schen Drüsen auf. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese einfachen tubulösen Drüsen zu bestimmten Zeiten als Sekretionsorgane erscheinen. Dafür sprechen wenigstens die Becherzellen, deren Secret

1) l. c. p. 75.

sich in das Lumen der Lieberkühn'schen Drüse ergiesst. Nicht unbegründet jedoch meinten Einige (Hoppe-Seyler), dass die Lieberkühn'schen Drüsen in gleichem Maasse auch als Absorptionsapparate dienen könnten, die absorbirende Fläche des Epithelüberzuges vergrössernd. Zwar ist gegen die Hypothese Hoppe-Seyler's ein Einwand erhoben worden, und namentlich wurde angenommen, dass in das Lumen der Lieberkühn'schen der Darminhalt nicht hineinkäme. In der That könnte man glauben, dass mehr oder minder feste Theile des Darminhaltes nicht in das Lumen der Lieberkühn'schen Drüsen gerathen, jedoch ist das Eindringen von aufgelösten Theilen kaum in Abrede zu stellen.

Wie aus unserer Beschreibung folgt, sind die Epithelzellen mit acidophilen Körnern nicht nur an der Oberfläche der Darmzotten, sondern auch zwischen den Drüsenzellen der Lieberkühn'schen Drüsen vorhanden. Sollte es uns gelingen zu beweisen, dass sie wirklich Faktoren des Absorptionsprocesses sind, so wird hiermit auch die Hypothese Hoppe-Seyler's von der Bedeutung der Lieberkühn'schen Drüsen begründet werden.

III.

Leukocyten der Darmschleimhaut.

Heidenhain unterscheidet fünf einzelne Leukocytenformen [1]:

1) Zellen mit sehr kleinem Zellkörper, der bei der Färbung mit dem Biondi'schen Gemisch fast ungefärbt bleibt,

2) Zellen mit einer grösseren Menge Protoplasma, welches unter denselben Bedingungen eine hellrosa Farbe annimmt,

3) Zellen, deren Protoplasma bei der Färbung mit dem Biondi'schen Gemisch ungefärbt bleibt; dabei sind aber im Protoplasma mehr oder minder dicht Körner eingelagert, die eine intensiv rothe Farbe angenommen haben,

4) Zellen, deren Kern klein, intensiv dunkelgrün ist, ihr Protoplasma, dessen Menge eine unbeständige ist, erhält in dem Biondi'schen Gemisch eine intensiv dunkelrothe Färbung. Diese letzte Zellform hält Heidenhain für zu Grunde gehende Leukocyten, weil solche Eigenschaften des Kernes und des Protoplasma Leukocyten besitzen, welche von Phagocyten aufgegriffen worden sind, in deren Körper sie allmählich einer intracellulären Verdauung unterworfen werden.

1) R. Heidenhain, Pflüger's Arch. Bd. 43, S. 41.

5) Zellen, die nach Heidenhain's Ansicht nicht bei allen Thieren vorkommen, — dies sind die sogenannten Phagocyten.

Meinen Beobachtungen gemäss werden in der Schleimhaut des Darmkanals ebenfalls verschiedene Leukocytenformen angetroffen. Der bekannten Klassifikation Ehrlich's folgend, kann man ziemlich genau drei Gruppen derselben feststellen: 1) Leukocyten mit acidophiler Körnung. Das Protoplasma dieser Zellen absorbirt präcise nur saure Farben bei der Tinction mit Ehrlich-Biondi'schem Gemisch. Sie besitzen entweder einen mehr weniger runden, blasenförmigen mit mehr oder minder deutlich ausgeprägter Hülle versehenen Kern, oder aber in der Mehrzahl der Fälle zwei oder einen gelappten Kern.

Die Zellen dieser Gruppe sind von sehr verschiedener Grösse, wobei die grössten von ihnen sich häufig als Phagocyten erweisen. Meiner Ansicht nach ist diese Zellform im thätigen Zustande des Darmkanales fähig, diese oder jene vom Epithel eingesogene Substanz aufzunehmen.

In diesem letzteren Falle stellen sie jene Elemente vor, welche Heidenhain unter dem Namen rothgekörnter Zellen (seine dritte Gruppe) beschrieben hat. Oben ist angeführt worden, dass Heidenhain diese Elemente mit Eosin nicht färben konnte, und dieser Umstand bewog ihn, mit einiger Vorsicht über die acidophilen Eigenschaften dieser Elemente zu urtheilen. Ich, meinerseits, denke, der kleine Unfall, der Heidenhain hierbei passirte, wäre nur zu suchen im Mangel an Geduld, die er selbst demjenigen zu fassen räth, der sich mit der Entscheidung dieser schweren Fragen beschäftigen wollte. Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass die Körnung in den Leukocyten Heidenhain's und in den von mir beschriebenen Epithelzellen ganz gleiche Eigenschaften besitze. Auch habe ich darauf hingewiesen, dass ich mit voller Gewissheit über die acidophilen Körner in den Zellen des Epithelüberzuges sprechen könne. Nach meinen Beobachtungen lassen sich diese Körner ohne Zweifel mit Eosin färben.

Um dieses zu beweisen, kann man folgende Methode mit Erfolg anwenden:

Man nimmt wässerige Lösungen von Eosin (gelblichem) und Wasserblau. Diese Lösungen müssen genügend gesättigt, aber vollkommen durchsichtig sein; denn es ist schwer, wenn die Lösungen zu stark saturirt sind, in denselben die gefärbten

Schnitte zu finden. Man kann freilich auch gesättigte Lösungen anwenden.

Die beiden angefertigten Lösungen werden in einem solchen Verhältniss zusammengegossen, dass die auf diese Weise gewonnene Flüssigkeit eine roth-violette Farbe erhält. Wenn die Schnitte einige Tage (5—6) in dieser Lösung verweilen, so erhält man höchst instructive Präparate, an welchen man sich unter Anderem leicht davon überzeugen kann, dass die acidophilen Körner ausschliesslich durch Eosin eine gelbliche oder gelb-rothe Färbung erhalten, welche sich von der blauen oder violetten Tinction anderer Gewebeelemente scharf unterscheidet.

Zu den nach dieser Methode gefärbten Präparaten werden wir noch später zurückkehren, um einige Eigenthümlichkeiten des Baues der Darmzotte zu beweisen.

Da wir auf diese Weise annehmen, dass die Körnung der in Rede stehenden Leukocyten fähig sei, saure Farben zu absorbiren, auch Eosin nicht ausgenommen, müssen wir mithin diese Elemente zu Ehrlich's α-gekörnten Zellen rechnen. Dies nöthigt uns jedoch keineswegs, diese Zellen mit jenen eosinophilen Elementen zu indentificiren, die von Ehrlich im Knochenmarke und im Blute beschrieben worden sind, da es leicht möglich wäre, dass diese Arten der acidophilen Zellen sich mehr oder weniger von einander unterscheiden, sowohl dem Ursprunge nach, als auch nach ihrer physiologischen Rolle.

2) Leukocyten mit basophiler Körnung. Diese Zellen sind sehr ausführlich von Ehrlich[1]) und Westphal[2]) unter dem Namen Mastzellen oder γ-granulirter Zellen beschrieben worden. In der Schleimhaut des Darmkanales sind diese Elemente im thätigen Zustande desselben besonders zahlreich und, was dabei besonders interessant ist, in den Darmzotten sind sie in den peripherischen Theilen hart unter dem Epithel angeordnet. Auf diesen Umstand hat Ehrlich schon längst aufmerksam gemacht[3]). Wie das zu erklären sei, ist schwer zu sagen. Viel-

1) Ehrlich, Beiträge zur Kenntniss der granulirten Zellen. Farbenanalytische Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes von Dr. S. Ehrlich, Berlin 1891, S. 1,—5.

2) Westphal, Ueber Mastzellen. Ebenda, S. 17.

3) Ehrlich, Arch. für mikrosk. Anatom. Bd. XIII, 1876, S. 274.

leicht halten sich diese Elemente aus irgend welchen Ursachen bei ihrer Vertheilung an die Kapillarnetze der Blutgefässe. Wir sind sehr wenig mit der Bedeutung dieser Elemente bekannt. Der von Hoyer unlängst gemachte Versuch, die Körner dieser Zellen mit der Schleimsubstanz zu indentificiren, wie wir das oben gesehen haben, kann ohne schlagende Beweise nicht angenommen werden.

3) Leukocyten mit neutrophiler Körnung (Ehrlich's ϵ-Zellen). Sie sind ebenfalls von verschiedener Grösse. An Präparaten, die im Ehrlich-Biondi'schen Gemische gefärbt sind, ist das Protoplasma derselben roth-violett, der Kern mehr oder weniger intensiv blau-grün. Diese Elemente sind scheinbar am zahlreichsten und lassen sich sehr leicht von anderen unterscheiden nicht nur nach ihrem Verhalten zu den Farbstoffen, sondern auch nach dem Charakter ihres Protoplasmas, das sich durch ein eigenthümliches mattes Aussehen oder, besser gesagt, durch vollständige Abwesenheit von einigermaassen groben Körnern auszeichnet. Diese Elemente enthalten fast immer einen Kern; derselbe zeichnet sich, wie es scheint, durch einen grösseren Chromatingehalt aus, als die Kerne der übrigen Leukocyten; in Folge dessen färbt er sich auch gewöhnlich greller, als die übrigen. Ausser den beschriebenen drei Gruppen, die ich für normal für die Schleimhaut des Darmkanales ansehe, habe ich ebenfalls auch jene Zellform beobachtet, welche Heidenhain (vierte Gruppe) beschrieben[1]) und Fig. 21, Tafel III (g—e) abgebildet hat. Diese Zellen sind sehr charakteristisch, sie besitzen einen verhältnissmässig kleinen kompakten Kern; derselbe nimmt in dem Ehrlich-Biondi'schen Gemisch eine intensive dunkelblau-grüne Färbung an; das Protoplasma, welches ein mattes oder höchst fein granulirtes Aussehen hat, wird dabei stets hellroth gefärbt. Heidenhain hält diese Zellen für zu Grunde gehende Leukocyten, da solche Eigenschaften des Kernes und des Protoplasmas nach seiner Meinung diejenigen Leukocyten aufweisen, welche von Phagocyten aufgenommen sind und allmählich im Zellkörper dieser letzteren verdaut werden. Was diese Elemente betrifft, so bin ich ganz anderer Meinung. Ich fand sie in den Zwischenräumen der Drüsen entweder frei oder

1) R. Heidenhain, Pflügers Arch. Bd. 43 (Supplementheft) S. 41.

von Phagocyten aufgegriffen. Ich traf sie ebenfalls beständig zwischen den Drüsenzellen der Lieberkühn'schen Drüsen an. Diejenigen von ihnen, welche frei liegen, näher betrachtend, habe ich mich vollkommen davon überzeugt, dass sich diese Elemente theilen und dabei auf ungewöhnlichem Wege. Nicht selten sieht man, dass in einem solchen Element der Kern in mehrere einzelne vollkommen gleiche Theile zerfällt. Diese Erscheinung könnte auch für irgend einen chromatolytischen Process sprechen; aber sorgfältige Beobachtungen zeigen, dass ein jeglicher Theil des Kernes sich zusammen mit einer kleinen Menge von Protoplasma loslöst und auf solche Weise als eine sehr geringe, so zu sagen, Mikrozelle erscheint, welche vollkommen gleiche Eigenschaften mit der Zelle derselben Art besitzt, d. h. in Ehrlich-Biondi'schem Gemische gefärbt, haben diese Zellen stets einen dunkelblau-grünen Kern und hellrothes Protoplasma. Der ganze Process erinnert sehr an die Vermehrung durch Knospung. Dieses legt den Gedanken sehr nahe, dass wir es hier eher mit irgend welchen Parasiten, als mit wahren normalen Zellen der Darmschleimhaut zu thun hätten. Ist diese Vermuthung richtig, so kann es kein Wunder sein, dass sie von Leukocyten aufgenommen und vernichtet werden. In diesem Falle erfüllen diese letzteren nur standhaft eine ihrer physiologischen Bestimmungen.

IV.

Gerüst und Muskeln der Darmschleimhaut.

Jetzt gehen wir zu der höchst interessanten Frage nach dem Baue des Muskelmechanismus über, welcher in der Schleimhaut des Darmkanales gelegen ist und die Verkürzung der Darmzotten bedingt. Mithin können wir nicht umhin, des Stromas der Schleimhaut zu erwähnen, da mit demselben der Muskelmechanismus unmittelbar verbunden ist.

Heutigen Tages nehmen scheinbar alle Beobachter an, dass die Grundlage der Schleimhaut zusammen mit den Darmzotten aus adenoidem Gewebe bestehe. Dieses ist jedoch nur bis zu einem gewissen Grade richtig. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Grundlage der Darmzotten und gleichfalls die der subglandulären Schicht, dem adenoiden Gewebe sehr nahe stehe;

im übrigen Abschnitte der Schleimhaut, d. h. in der Gegend der Lieberkühn'schen Drüsen ist auch ohne Zweifel lockeres bündelfaseriges Bindegewebe gelagert, welches zuweilen bald sehr reichhaltig an Leukocyten, bald verhältnissmässig arm an denselben ist. Auch an den Stellen der Schleimhaut, wo von adenoidem Gewebe die Rede sein kann, ist es ja stets möglich, die Anwesenheit einer gewissen Menge bündelartigen Zwischengewebes zu beweisen. In der subglandulären Schicht ist dieses letztere bei einigen Thieren als ziemlich dicke Lage hart an der Grenze der Muscularis mucosae gelegen, wie das bei Hunden von Zeissl und mir beschrieben worden ist. Was die Darmzotten anbelangt, so dringt stets in dieselben ausser dem adenoiden Stroma aus der Drüsenschicht eine gewisse Menge bündelartiger Substanz ein. Als mehr oder weniger bedeutende Schicht lagert sie sich in den peripherischen Theilen der Darmzotte unmittelbar unter dem Epithel. Ausserdem begleitet stets eine kleine Menge von Bindegewebe in Gestalt von dünnen Fäden die Bündel der glatten Muskelfasern hart bis an die Befestigung dieser letzteren (Fig. 9). Diese Fäden können ohne Zweifel von den Bündeln abgehen, welche von ihnen begleitet werden, und unmittelbar mit dem Stroma der Darmzotte in Verbindung treten. Diese Verhältnisse sind offenbar von sehr grosser Bedeutung, da sie die fixirte Lage des Muskelbündels sichern; darauf sind vollkommen richtige Hindeutungen von Seiten Heidenhain's gemacht worden[1]); zwar hat dieser letztere, nach meiner Ansicht, diese Verhältnisse nicht ganz richtig erklärt, und namentlich meinte er, dass ein Theil der Fasern des Zottenstromas sich an die Oberfläche des Muskelbündels mit dreieckigen Anschwellungen befestige, erklärt jedoch nicht, auf welche Weise diese Befestigung stattfindet. Ausserdem befestigt sich nach der Beschreibung Heidenhain's ein Theil dieser Fasern an der Wandung des centralen lymphatischen Kanales, ein anderer Theil an der Peripherie der Darmzotte, wobei die erweiterten Enden dieser Fasern einen von den Bestandtheilen der sogenannten Grenzschicht der Darmzotte bilden[2]). Mit einer solchen Beschreibung kann ich nicht einverstanden sein.

1) R. Heidenhain, Pflügers Arch. Bd. 43. S. 67.
2) l. c. p. 34 u. 67.

Um den centralen Kanal herum ist das Stroma der Darmzotte auf die Weise angeordnet, dass es ganz unmöglich ist, die Befestigung einzelner Fasern an den centralen Kanal zu beobachten. Ebenfalls giebt es an der Peripherie der Darmzotte eine solche Grenzschicht nicht, wie sie Heidenhain beschreibt, dieselbe mit der Membrana limitans interna der Netzhaut vergleichend. Ich habe bereits erwähnt, dass hier, nach meiner Ansicht, eine dünne Schicht von Bindegewebe angeordnet sei, welche an den Durchtrittsstellen von Gefässen und ebenfalls an den Befestigungspunkten der Muskeln (der stärksten Bündel) verstärkt wird.

Heidenhain schreibt der Anordnung der Stromafasern eine besondere Bedeutung behufs Erweiterung des centralen Kanales im Moment der Zottenkürzung zu; dabei stützt er sich nur theilweise auf seine Beobachtungen und entnimmt sehr viel aus dem Aufsatze des Grafen Spee[1]). Mir scheint es jedoch, dass jenem Theile des Aufsatzes von Spee, der die Beschreibung des Zottenstromas betrifft, ein jeder vorsichtige Beobachter mit gewissem Misstrauen entgegenkommen werde, besonders aber, wenn man aufmerksam die Abbildungen durchmustert, welche der Autor behufs Erklärung und Bekräftigung seiner Beschreibung angeführt hat[2]).

Heut' zu Tage können wir mit Bestimmtheit sagen, dass bei jenen Untersuchungsmethoden, welche Graf Spee anwandte, es ihm unmöglich sein musste, eine genaue Beschreibung der Anordnung des Zottenstromas zu geben; wenigstens ist aus dem Aufsatze von Spee nicht zu ersehen, dass zu diesem Zwecke irgend welche specielle Methoden angewandt worden seien. Es handelt sich scheinbar nur um Prüfung von Schnitten aus Objecten, welche in Flemming'scher Flüssigkeit fixirt worden sind. Oben habe ich darauf hingewiesen, dass auch Heidenhain's Beobachtungen ebenfalls nicht immer vollkommen genau wären. Auch hier ist die Ursache dieselbe.

Heutigen Tages besitzen wir sehr viel bessere Mittel zum

---

1) Dr. F. Graf Spee, Beobachtungen über den Bewegungsapparat und die Bewegung der Darmzotten etc. Arch. für Anatomie und Physiologie 1885, anatom. Abtheil. S. 159—184.

2) S. Tafel VII.

Studium des Stromas dieses oder jenes Organs, wobei wir dasselbe mit speciellen Färbungsmethoden isoliren. Wir benutzten unsererseits die oben erwähnte Mischung aus Eosin und Wasserblau für Objecte, welche in meiner oben angeführten Flüssigkeit fixirt worden waren. Bei mehr oder minder andauernder Färbung, z. B. 2—4 Tage, trat das Stroma der Schleimhaut vollkommen deutlich hervor dank seiner intensiv blauen Farbe, und sind die Schnitte genügend dünn, so kann man ohne grosse Schwierigkeit die oben geschilderten Details der Anordnung des Zottenstromas beobachten.

Alles, was oben vom Stroma der Schleimhaut gesagt ist, bezieht sich nur auf eine Thierart, d. h. auf Hunde. Bei anderen kann das Stroma der Darmschleimhaut etwas andere Verhältnisse aufweisen. So z. B. ist bei der Katze in der Schleimhaut des Dünndarmes eine bedeutend grössere Menge bündelartiges Bindegewebe eingelagert, welches unmittelbar unter den Darmzotten eine ganze, aber nicht ununterbrochene Schicht bildet (Fig. 10). Von dieser letzteren zieht eine bedeutende Anzahl von Bündeln in die Darmzotte hinauf. Hier liegen sie theils frei, theils begleiten sie die Muskelbündel und bilden ebenfalls eine dünne subepitheliale Schicht, wie das von mir am Darmkanale des Hundes beschrieben worden ist.

Vom Stroma der Darmschleimhaut sprechend, kann man nicht umhin, auf jene Thatsache aufmerksam zu machen, dass dasselbe keine elastische Fasern enthält. Verfolgt man die Anordnung dieser letzteren in der Wandung des Darmkanales beim Hunde (an gut gefärbten Schnitten), so ergiebt sich, dass die elastischen Elemente als dichtes Netz zwischen den Schichten der Muscularis externa liegen. Dieses elastische Netz umringt unter Anderem die Knoten des Auerbach'schen Plexus und bildet um diese herum eine Art von elastischer Hülle. Eine bedeutende Menge elastischer Fasern geht von diesem intramuskulären Netze in die Muskellagen über und verbindet sich einerseits mit den elastischen Elementen des Bauchfellüberzuges, andererseits mit dem elastischen Netze des Unterschleimhautgewebes. In diesem letzteren stellen die elastischen Fasern, obgleich auch ziemlich zahlreich, keine wesentliche Abweichungen von der Anordnung dar, welche wir überall im lockeren bündelartigen Bindegewebe antreffen. Dagegen aber bilden die elasti-

schen Fasern in der Gegend der Muscularis mucosae ein sehr dichtes Netz, das für beide Schichten bestimmt ist und offenbar eine starke Stütze für die Muskelelemente vorstellt. Die Menge der elastischen Fasern ist scheinbar vollkommen abhängig vom Grade der Entwickelung der Muscularis mucosae. Wenigstens in jenen Fällen, in denen diese letztere schwach entwickelt ist, wie z. B. bei der Katze, sind die elastischen Netze der betreffenden Stelle ebenfalls schwach entwickelt.

In das Gebiet der Schleimhaut, d. h. in die sogenannte subglanduläre Schicht übergehend, können wir noch eine gewisse Menge elastischer Substanz beobachten; dieselbe nimmt ihren Ursprung von den Netzen der Muscularis mucosae, doch wird sie bald spärlich, so dass wir sogar am Fundus der Lieberkühnschen Drüsen nur mit Mühe die feinsten elastischen Fasern unterscheiden können, und weiter nach den Zotten hin verschwinden sie ganz. Was die Untersuchungsmethoden der elastischen Substanz betrifft, so benutzten wir entweder die unlängst von mir selbst beschriebene Färbung mit Magdalaroth und Methylenblau, oder die Methode von Martinotti.

Betreffs des in der Darmschleimhaut und hauptsächlich in der Darmzotte eingelagerten Muskelmechanismus bemerke ich, bevor ich die Beobachtungen, die diese Frage berühren, schildere, dass ich ihm eine sehr grosse physiologische Bedeutung zuschreibe.

Diese Bedeutung wird, wie ich das schon vor mehreren Jahren in meinem kleinen Aufsatze [1]) über die Anordnung der glatten Muskeln im Darmkanale ausgesprochen habe, auf zwei Momente zurückgeführt: 1) die glatten Muskeln kürzen die Darmzotte in der Richtung ihrer Längenachse, und 2) halten sie den Centralkanal offen während der ganzen Zeit der Zottenkürzung. Zur Bestätigung solcher Schlüsse über die Rolle der Zottenmuskeln waren von mir Beobachtungen über die Vertheilung der Muskeln in der Darmschleimhaut beim Hunde angeführt; dieselben, würde es scheinen, wären nicht schwer zu prüfen, denn die Darmzotten sind beim Hunde sehr stark ent-

1) N. Kultschitzky, Beitrag zur Frage über die Verbreitung der glatten Muskulatur in der Dünndarmschleimhaut. Arch. für mikr. Anatom. Bd. 31, Heft 1. 1888. S. 15—21.

wickelt. Im Allgemeinen werden diese Beobachtungen auf Folgendes zurückgeführt: an der Basis der Darmzotte liegt ein grösserer Theil von Muskelbündeln unmittelbar dem Centralkanal an und steigt von der Basis zur Spitze; ein Theil der Muskelbündel begleitet den Centralkanal, ein anderer und vielleicht bedeutenderer geht vom Centralkanal ab und zieht schräg nach oben und erreicht nach aussen hin auf geringerer oder bedeutenderer Höhe der Darmzotte den Epithelüberzug und befestigt sich unmittelbar unter diesem letzteren; hierbei kann man sehr häufig zwischen einzelnen Bündeln schräge Anastomose antreffen, welche an Dicke den Bündeln, die von ihnen untereinander verbunden werden, durchaus nicht nachstehen.

Erkennt man eine solche Vertheilung der Zottenmuskeln als eine richtige an, d. h. lässt man zu, dass die Befestigungspunkte der Muskeln an der ganzen Oberfläche der Darmzotte angeordnet sind, so ist ihre physiologische Rolle vollkommen begreiflich, und es wäre kaum möglich, die Schlüsse zu bestreiten, die von mir oben dieses Umstandes wegen gemacht worden sind; leider haben meine Beobachtungen von Seiten eines so hervorragenden Forschers, wie Heidenhain, Einwürfe erfahren[1]). Es ist ihm nicht gelungen, eine Befestigung der Muskeln unter dem Zottenepithel nicht nur an der Basis der Darmzotte, sondern sogar auch im mittleren Theile derselben zu beobachten, so dass alle Muskeln der Zotte nach Heidenhain's Ansicht an der Spitze befestigt werden.

Ich habe mich noch ein Mal bemüht, meine früheren Beobachtungen über die Anordnung der Muskeln in der Darmzotte zu prüfen. Ich habe die von der früheren Arbeit nachgebliebenen Präparate durchmustert und noch einige Hundedärme nachgeprüft, alle diejenigen Methoden anwendend, welche die heutige Technik der histologischen Untersuchung besitzt.

Unter Anderem habe ich einige Präparate photographirt. Diese Kontroluntersuchungen überzeugten mich noch mehr davon, dass die von mir gelieferte Beschreibung der Darmzottenmuskeln in den Hauptzügen eine richtige war.

Augenblicklich, nach wiederholter Untersuchung dieser Frage, könnte ich nur einige unwesentliche Details hinzufügen.

1) l. c. p. 68.

Die von mir angeführten Abbildungen (9 und 11) sind nach Photographieen gemacht; dieselbe stelle ich gerne zur Verfügung eines jeden, der es wünscht.

Mit Vergnügen erinnere ich mich daran, dass ich ungefähr zu jener Zeit, als mein Aufsatz über diese Frage im Drucke erschienen war, im ersten anatomischen Institut in Berlin arbeitete, wo meine damaligen Präparate von Prof. Waldeyer wiederholt geprüft wurden. Es befinden sich auch noch eine Anzahl meiner Schnitte in der Sammlung der I. anatomischen Anstalt zu Berlin. Prof. Waldeyer fand z. Z. meine Angaben über die Zottenmuskulatur durchaus den Befunden an meinen Präparaten entsprechend.

Charkow, 2/14. Juli 1896.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II und III.

Fig. 1. Durchschnitt der Lieberkühn'schen Drüsen aus dem Dickdarme des Hundes, mit Safranin G gefärbt. Apochr. von Zeiss 2,0 mm Brw.

Fig. 2 u. 3. Schnitte des Epithels der Dünndarmschleimhaut der Katze. In Figur 3 ist der Schnitt schräg geführt. Die Theca der Becherzellen hat sehr deutliche netzförmige Structur. Färbung mit Safranin G. Die Abbildungen sind mittelst Zeichenocular von Leitz gezeichnet. Apochrom. 2,0 Brw. von Zeiss.

Fig. 4. Aus einem Schnitte der Dünndarmschleimhaut des Hundes. Färbung mit Safranin G; die Thecae der Becherzellen sind dunkelviolett, die γ-granulirten Zellen gelb gefärbt. Apochr. von Zeiss 2,0 mm Brw.

Fig. 5. Aus einem Schnitte der Dünndarmschleimhaut des Hundes. Färbung mit Neutralroth, Theca der Becherzellen grau, die γ-granulirten Zellen dunkelroth. Apochr. von Zeiss 2,0 mm Brw.

Fig. 6. Epithel einer Zotte des Hundedarms. Bei *a* die Zelle mit acidophiler Körnung. Färbung mit Ehrlich-Biondi'scher Mischung. Apochr. von Zeiss 2,0 mm Brw. Zeichenocular von Leitz.

Fig. 7 u. 8. Theile der Lieberkühn'schen Drüsen. Bei *a* die Zellen mit acidophiler Körnung. Apochr. von Zeiss 2,0 mm Brw.

Fig. 9. Theil einer Zotte des Hundedarms. Bindegewebsfasern blau, Muskelbündel roth, Epithel und Leukocyten rosa gefärbt. Färbung mit Eosin-Wasserblau. DD von Zeiss, Zeichenocular von Leitz.

Fig. 10. Aus einem Schnitte der Dünndarmschleimhaut der Katze bei schwacher Vergrösserung. Die Bündel des Bindegewebes sind blaugrün gefärbt.

Fig. 11. Zotte des Hundedarmes bei schwacher Vergrösserung. Die Muskelbündel sind roth. Die Abbildung demonstrirt eine Befestigung der letzteren unmittelbar unter dem Epithel.

Die Keimbahn von Cyclops.

Neue Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtszellen-Sonderung.

Von

Dr. **Valentin Häcker,**

a. o. Professor und Assistent am zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Brsg.

Hierzu Tafel IV u. V und 5 Figuren im Text.

Während bei Cyclops brevicornis die Heterotypie des Kerntheilungsverlaufs und die Doppelkernigkeit (d. h. das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz) Anfangs ein Gemeingut aller Furchungszellen sind und erst in späteren Stadien in den Alleinbesitz der Geschlechtszellen übergehen, sind bei derselben Form zwei andere Erscheinungen zu beobachten, welche schon von den ersten Theilungen an den Weg der Keimbahn kennzeichnen: es ist dies die zunehmende, bei den Keimbahnzellen besonders hervortretende Verlangsamung der Theilungsgeschwindigkeit und ausserdem das einseitige Auftreten einer Körnchen-Ansammlung in einer der Attractionssphären der betreffenden Theilungsfiguren.

Diese beiden Vorkommnisse[1]) dürften von allgemeinerem,

1) Ueber das Letzgenannte habe ich schon in einer vorläufigen Mittheilung berichtet. Vergl.: Ueber eine neue Form der Geschlechtszellen-Sonderung. Ber. Naturf. Ges. Freiburg, V. 10, 1896.

über die specielle Entwicklungsgeschichte von Cyclops hinausgehendem Interesse sein und zwar streifen sie im Besonderen das Gebiet gewisser entwicklungsmechanischer Fragen. Eine ausgiebige Verwerthung der Befunde in dieser Richtung wird allerdings erst möglich sein, wenn sich die beiden Erscheinungen, speciell die „Aussenkörnchen", auch bei anderen Formen wenigstens in Spuren, auffinden lassen.

Dahin gerichtete Untersuchungen würden in erster Linie die geläufigen Objekte der Entwicklungsmechaniker ins Auge zu fassen haben, bei welchen ein parallellaufendes Vorgehen in morphologischer und experimenteller Richtung möglich ist. Bei den grösseren Species der Süsswasser bewohnenden Copepoden verbietet leider die Beschaffenheit der Eier eine experimentelle Behandlung; da dieselben aber ein beinahe allerorts und fast zu jeder Jahreszeit bequem erhältliches und in kerntheilungsgeschichtlicher Hinsicht besonders günstiges Material darstellen, so möchte ich glauben, dass bei der weiteren Behandlung der vorliegenden und verwandten Fragen ihre Rolle noch nicht ausgespielt ist.

Es wird daher wohl dem einen oder anderen Leser, namentlich dem Nicht-Zoologen, der eine Nachprüfung oder weitere Untersuchung der beschriebenen Erscheinungen unternehmen will, erwünscht sein, einige Winke zur Beschaffung und Behandlung des hier bearbeiteten Materials zu bekommen. Diesem Zweck soll ein der Arbeit hinzugefügter besonderer Anhang dienen.

Beschreibender Theil.

I—II.

(Erster Theilungsschritt.)

Mit den Ziffern *I, II, IV* soll im Folgenden das Ein-, Zwei-, Vierzellenstadium bezeichnet werden, und zwar solange sich die Kerne im „ruhenden" (Erholungs-) Zustand befinden. Ferner drücke ich in Anlehnung an zur Strassen durch die Formeln „*I—II*", „*II—IV*" aus, dass sich die Zellen auf dem betreffenden Uebergangsstadium befinden und dass demnach alle Kerne oder wenigstens die Mehrzahl derselben die verschiedenen Theilungsphasen zwischen Spirem und Dispirem zeigen.

Ich beginne mit den Anfangsphasen des Stadiums *I—II* (Fig. 1). Die beiden Geschlechtskerne sind in der Phase des lockeren Knäuels zur Berührung und dichten Aneinanderlagerung gelangt. Die Chromatinsubstanz ist in jedem der Kerne, so viel ich sehen konnte, auf eine zusammenhängende, der Kernwand sich anschmiegende Fadenschlinge vertheilt, mindestens lässt sich mit Bestimmtheit sagen, dass die endgültige Zwölfzahl von Segmenten noch nicht hergestellt ist[1]. In jedem der Kerne sind ferner mehrere grössere, kuglig geformte und theilweise schaumig gebaute Nucleolen vorhanden, welche häufig (Fig. 1, oberer Kern) eine einseitige Lagerung in der Nähe der einen Sphäre zeigen[2]).

Bei keiner der angewandten Methoden ist es mir bisher gelungen, die Centrosomen des Copepoden-Eies zur Anschauung zu bringen. Die „Sphären" stellen sich zunächst als unregelmässig begrenzte, dotterfreie Plasmabezirke von annähernd kugliger oder ellipsoidischer Gestalt dar. Die Umlagerung und Zurückdrängung der Dotterschollen erstreckt sich aber nicht nur auf die eigentlichen Sphären, sondern auch auf die „Polstrahlen", d. h. Fortsetzungen derselben, welche als winklig geknickte, aus differencirtem Plasma bestehende Lamellen von der Peripherie der Sphären ausgehen und die umliegenden Dottermassen in keilförmige Segmente zerlegen[3]).

1) Die „Normalzahl" der Chromosomen bei Cyclops ist „24", in den Furchungsstadien tritt aber bei Cyclops brevicornis stets nur die Zwölfzahl auf.

2) Es soll hier auf die grosse Aehnlichkeit hingewiesen werden, welche dieses Stadium mit den von Korschelt für Ophryotrocha gegebenen Bildern zeigt, speciell was die Anordnung der Chromatinfäden, aber auch was die allgemeinen Grössenverhältnisse zwischen dem Ei, den Kernen und Sphären anbelangt. Vergl. E. Korschelt, Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool., V. 60, 1895, Fig. 169.

3) Durch diese Form der Darstellung möchte ich etwas schärfer, als ich es früher gethan habe, zum Ausdruck bringen, dass ich die Umprägung des Eiplasmas in der Umgebung der Centrosomen und längs der Polstrahlen als die primäre Wirkung der Thätigkeit der Centrosomen betrachte, dagegen die Zurückdrängung der Dotterschollen aus der Nachbarschaft der letzteren und ihre radiäre Anordnung in der weiteren Umgebung, also diejenige Erscheinung, welche bei dotterreichen Eiern in erster Linie in die Augen springt,

Hinsichtlich des heterotypischen Verlaufs der ersten Theilung, sowie der dabei hervortretenden Trennung der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz verweise ich auf meine frühere Arbeit[1]). Hier möge in erster Linie die Besprechung einer dritten Erscheinung Platz greifen, deren regelmässiges Auftreten mir bei meinen bisherigen, hauptsächlich auf die Veränderungen der chromatischen Substanz gerichteten Untersuchungen entgangen war.

Dieselbe fiel mir bei der ersten Furchungstheilung zunächst in der Aster-Phase[2]) auf. Während derselben (Fig. 2) sind die beiden Sphären flacher ausgebreitet, sie zeigen die bei anderen Copepoden, namentlich bei Cyclops strenuus und agilis noch deutlicher hervortretende „Pinienform". An der Basis der einen der beiden Sphären, an der Stelle, wo die Spindelfasern in sie eintreten, gewahrt man nun eine Ansammlung rundlicher, verschieden grosser Körnchen, welche sowohl nach Conservirung mit Sublimat-, als auch mit Osmiumgemischen, ähnlich wie die Nucleolen, eine besondere Affinität zu rothen Farbstoffen (sowohl Karmin- als Anilinfarben) zeigen, während die Chromosomen eine grössere Neigung zur Aufnahme und Festhaltung blauer Farbstoffe (Hämatoxylin, Methylenblau) bekunden. Doch färben sich die Körnchen nicht so hellroth, wie die Nucleolen, sondern zeigen, was vielleicht auch mit ihrer geringeren Grösse zusammenhängen mag, eine mehr trübrothe Tinktion. Ich

als eine „Begleiterscheinung statisch-mechanischer Natur" ansehe. Man kann sich beispielsweise mit L. Rhumbler (Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kerntheilung. I. Theil. Archiv f. Entw. Mech., V. 3, 1896) sowohl die Sphären als auch die Polstrahlen entstanden denken durch Verdichtung und Zäherwerden der hyaloplasmatischen Wabenwände. Da nun wegen der grösseren Zähigkeit in der Nähe der Centrosomen und längs der Polstrahlen die Wände benachbarter Wabenreihen stärker aufeinandergepresst werden, so werden die lockeren Einlagerungen des Protoplasmas, so namentlich die Dotterkörnchen, von den Stellen höheren Druckes entweichen und nach den peripherischen, beziehungsweise interradiären, unter niedrigerem Druck stehenden Waben verdrängt worden.

1) Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile während der Embryonalentwickelung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat., V. 46, 1896.

2) Der Uebergang vom Spirem zum Aster scheint bei dieser Theilung sehr rasch zu erfolgen. In zwei grossen Eisäcken habe ich überhaupt nur die Stadien der Fig. 1 und der Fig. 2, aber keine eigentlichen Zwischenstufen gefunden.

habe ihnen in meiner vorläufigen Mittheilung[1]) die Bezeichnung „intrasphärale Körnchen" gegeben. Da sie aber nicht bloss in der Sphäre im engeren Sinne, sondern späterhin innerhalb der ganzen Strahlenfigur auftreten, und in noch späteren Stadien eine derartige örtliche Beschränkung theilweise überhaupt fehlt, so ziehe ich einen noch allgemeineren, rein morphologischen Ausdruck vor und schlage für dieselben den Namen „extranucleäre Körnchen" oder kürzer Aussen-Körnchen (Ektosomen) vor. Diejenige Zelle, in welcher sie auftreten, soll vorläufig als Körnchenzelle (*Kz*), diejenige Sphäre, in deren Umkreis sie sich vorfinden, als Körnchensphäre bezeichnet werden.

In der folgenden Phase der Theilung (Fig. 3) finden sich die Körnchen im ganzen Umkreis der betreffenden Sphäre vor, und zwar sind es theils die plasmatischen Polstrahlen, theils unregelmässige Lücken und Spalten zwischen den Dotterschollen, in welche dieselben eingesprengt sind.

Nach erfolgter Neubildung der Tochter-Doppelkerne (Fig. 4), zur Zeit, wenn sich die Sphären aufs Neue theilen, gewährt die Erscheinung einen etwas anderen Anblick: an Stelle der zahlreichen kleinen Körnchen treten neben der sich theilenden Sphäre einige grössere Brocken einer röthlich sich färbenden Substanz auf, welche, vermuthlich in Folge künstlicher Schrumpfung, von einem hellen Hof umgeben zu sein pflegen. Auch in den späteren Furchungsstadien (Fig. 7, 12, 16, 21) lassen sich die Bilder mit den gröberen Brocken als regelmässige Folgestufen derjenigen Bilder nachweisen, in welchen die Körnchen die oben beschriebene Ausbreitung im ganzen Umkreis der einen Sphäre zeigen, und so glaube ich es denn mit Sicherheit aussprechen zu dürfen, dass diese gröberen Brocken auch genetisch mit den Körnchen zusammenhängen, sei es, dass sie direkte Umwandlungsprodukte derselben, sei es, dass sie Neubildungen sind, welche dem nämlichen Process ihre Entstehung verdanken, aber in Folge der während der Theilung eintretenden Zustandsänderungen der Zelle eine etwas andere Beschaffenheit, einen anderen Aggregatzustand angenommen haben[2]).

1) Ueber eine neue Form der Geschlechtszellen-Sonderung. Ber. Naturf. Ges. Freib., V. 10, 1896.

2) In ähnlicher Weise, wie auch die Beschaffenheit der während

Wie ich gleich hier hinzufügen möchte, verschwindet die Erscheinung, sowohl im Zwei-Zellenstadium als in den späteren Stadien, während der eigentlichen Ruhephase vollständig, indem vermuthlich jene Massen einer Resorption oder chemischen Umwandlung anheimfallen. So ist z. B. auf dem Präparate, dem ich die in meinen früheren Arbeiten gegebenen Abbildungen des Zwei-Zellenstadiums entnommen habe, von der Erscheinung nichts zu sehen [1]), und mit diesem allmähligen Verfall der Substanz hängt auch zusammen, dass in einzelnen Eisäcken, welche die Ruhephasen eines der Furchungsstadien zeigen, die der Anheftungsstelle des Eisacks zunächst liegenden (jüngeren) Eier die Körnchen und Brocken noch zeigen, während bei den distal gelegenen (älteren) dieselben vollkommen verschwunden sind.

Wie aus dem Bisherigen hervorgeht, weisen also die vorliegenden Bilder durchgängig darauf hin, dass die gröberen, neben Sphäre und Doppelkern gelegenen Substanzbrocken an Ort und Stelle der Auflösung oder Umwandlung anheimfallen. Es soll daher hier eines Vorkommnisses gedacht werden, dem ich auf einem, eine spätere Phase des Zwei-Zellenstadiums darstellenden Osmium-Platin-Präparat begegnet bin und welches in scheinbarem Widerspruch zu der gemachten Behauptung steht. In den betreffenden Eiern (Fig. 5) sind die Sphären bereits wieder in der Opposition angelangt und die Doppelkerne beginnen die entsprechende Drehung um einen rechten Winkel auszuführen, so dass die Trennungswand der beiden Kernhälften in die Richtung der Spindelaxe zu liegen kommt. Hier fanden sich nun entlang der ganzen Eiperipherie, ebenfalls zwischen die Dotterschollen eingesprengt, zerstreut liegende Körnchen vor, welche in der Grösse allerdings den „Aussenkörnchen“ annähernd gleich kamen, dagegen bei der angewandten Conservirung (Osmium-Platingemisch) und Doppeltinktion (Hämatoxylin und Fuchsin S.) eine unbestimmte, dunkle Färbung angenommen hatten. Da nun bei

---

des Kern-Lebens gebildeten Nucleolarsubstanz gegen den Beginn der Theilung hin eine Veränderung erleidet. Vergl. die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat., V. 45, 1895, p. 248.

1) Selbständ. väterl. u. mütterl. Kernb., Fig. 55. Vergl. auch: Vorläuf. Mitth., p. 3.

anderen Objekten, nach Anwendung des nämlichen Conservirungsmittels, die Pigmentkörner, d. h. die mit Farbstoffen durchtränkten kleinsten Oel- und Fetttröpfchen, in derselben Weise zur Darstellung kommen, und da andrerseits die jungen Eier von Cyclops brevicornis eine im Lauf der Furchung mehr und mehr verschwindende Pigmentirung zeigen, welche denselben in auffallendem Licht eine dunkel-blaugrüne, in durchscheinendem eine kaffeebraune Färbung verleihen, so glaube ich die in Fig. 5 wiedergegebene Erscheinung mit der Pigmentirung der jungen Eier in Zusammenhang bringen zu dürfen. Damit würde gut in Einklang stehen, dass in den älteren Furchungsstadien, in denen, wie angedeutet wurde, die Pigmentirung mehr und mehr zurücktritt, eine derartige peripherische Anordnung von Körnchen nie beobachtet wurde.

II—IV.

(Zweiter Theilungsschritt.)

Wie erwähnt, verschwinden die Körnchen und Brocken während des Ruhestadiums (Fig. 4 und 5), und erst während der zweiten Theilung tritt in einer der Zellen die Erscheinung aufs Neue auf.

Dass auch dieser zweite Theilungsschritt sich unter dem Zeichen der Heterotypie und Doppelkernigkeit vollzieht, möge nur kurz erwähnt werden und wird durch die Bilder Fig. 5—7 genügend dargelegt.

Uns interessirt hier vor Allem die Thatsache, dass in einer der Zellen und zwar wiederum nur im Umkreis der einen Sphäre die Aussen-Körnchen aufs Neue sich bemerklich machen und dass das erneute Hervortreten dieser Differenzirung nunmehr bereits von einem vierten, mit der Geschlechtszellen-Sonderung zusammenhängenden Merkmal begleitet wird:

Die Körnchenzelle zeigt bereits gegenüber ihrer Schwesterzelle eine, wenn auch noch geringe Phasendifferenz, indem sich der Theilungsvorgang etwas langsamer, als bei der letzteren abspielt. Sie zeigt beispielsweise das Asterstadium, während die Schwesterzelle bereits in der metakinetischen Phase angelangt ist (vergl. das aus zwei Schnitten kombinirte Bild Fig. 6). Auch während der Neubildung der Tochter-Doppelkerne ist dieser Phasenunterschied noch deutlich zu bemerken, insofern (Fig. 7) zwei von den vier

Doppelkernen, nämlich derjenige der körnchenführenden Tochterzelle und derjenige ihrer Schwesterzelle, noch eine geringe Grösse und eine bedeutende Tingirbarkeit besitzen, während die beiden anderen Doppelkerne bereits zu grösseren Doppelbläschen mit schwächer färbbarem Kernsaft herangewachsen sind.

Als eine für unsre Frage vermuthlich nebensächliche Begleiterscheinung, die jedoch im Hinblick auf andere Beobachtungen (so bei Ascaris) von Interesse ist, mag erwähnt werden, dass während dieses zweiten Theilungsschrittes die eine der sich theilenden Zellen gegenüber der anderen eine Drehung ausführt (Fig. 6, kombinirtes Bild), so dass am Schluss der Theilung jeweils nicht vier, sondern höchstens drei Doppelkerne in eine Schnittebene fallen (Fig 7). Diese Verschiebung der Zellen gleicht sich aber zu Beginn der nächsten Theilung beinahe vollständig wieder aus, so dass dann die vier Zellen wieder die Quadranten-Stellung einnehmen und die Kerne während des Asterstadiums allmählich in eine Ebene zu liegen kommen (Fig. 10).

IV—VIII.

(Dritter Theilungsschritt.)

Auch dieser Theilungsvorgang zeigt noch vollständig die Erscheinungen der Heterotypie[1]) und Doppelkernigkeit. Während des Asterstadiums ist die Quadranten-Stellung der Zellen hergestellt (Fig. 10), um später, während der metakinetischen und Dyaster-Phase, der Tetraëder-Form Platz zu machen (Fig. 11).

Hier habe ich das erste Auftreten der Aussen-Körnchen besonders deutlich verfolgen können, und es zeigt sich dabei, dass in dieser Hinsicht bis zu einem gewissen Grad individuelle Abweichungen auftreten können. Denn während in dem Fig. 9 abgebildeten Ei die Körnchen noch zu einer Zeit fehlen, wenn bereits die segmentirten Chromatinschleifen sich parallel zur Spindelachse einstellen, also in einem Stadium, welches unmittelbar der Asterphase vorangeht, sehen wir in Fig. 8 die Körnchen schon in einer frühen Spiremphase innerhalb einer

1) In dieser Hinsicht ist namentlich auf die Spirem-Figuren (Fig. 8 und 9), auf die charakteristische Aufringelung und die Zwölf-Zahl der Schleifen in der Asterphase (Fig. 10) und auf die metakinetischen Tonnenfiguren mit den äquatorialen Verklebungen der auseinanderweichenden Schleifen (Fig. 11) hinzuweisen.

Sphäre auftreten, solange die offenbar noch unsegmentirte Fadenschlinge in annähernd parallelen Zügen der Kernmembran angelagert ist. Ein derartiges sehr frühzeitiges Auftreten der Körnchen habe ich auch anderwärts, so im Stadium *XVI—XXXII* (Fig. 17) beobachten können. Da in diesen letzteren Fällen innerhalb der Kerne die Nucleolen bereits verschwunden waren (Fig. 8 u. 17), ein Vorgang, der im Allgemeinen mit der Auflösung der Kernmembran zusammenfällt, so kann als Zeitpunkt für das Auftreten der Aussen-Körnchen diejenige Phase bezeichnet werden, in welcher die Kernmembran sich aufzulösen beginnt, die Nucleolarsubstanz innerhalb des Kernraumes verschwindet und die chromatischen Fäden sich zum Aster zusammenordnen, eine Phase, die bei den Eiern von Cyclops, wie bereits oben erwähnt wurde, verhältnissmässig rasch ablaufen muss.

In ausgeprägter Weise tritt nun in diesem Stadium jenes vierte Sonderungszeichen hervor, dessen Spuren wir schon im Stadium *II—IV* begegnet sind, nämlich die zunehmende Phasendifferenz. Sehr deutlich ist in den beiden zusammengehörenden Schnitten (Fig. 9 a u. 9 b) zu bemerken, dass zwei von den Zellen bereits das Asterstadium erreicht haben, während die beiden anderen noch die Uebergangsphase zwischen Spirem und Aster zeigen. Es sind dies vermuthlich die Abkömmlinge derjenigen Zelle, welche im Stadium *II—IV* etwas hinter der Schwesterzelle zurückgeblieben ist, also der körnchenführenden Zelle. Denn, wie uns namentlich durch die neuen Untersuchungen am Nematoden-Ei bekannt geworden ist, kommt „die während der Furchung entstandene Differenziation der Zellen in ganz gesetzmässiger Weise auch in den Theilungszeiten zum Ausdruck“[1]), und zwar in der Weise, dass eine bei einer Mutterzelle auftretende Verlangsamung der Theilung sich in immer stärkerem Maasse bei ihren Töchtern, Enkelinnen und Urenkelinnen zeigt[2]).

1) Vergl. H. E. Ziegler, Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., V. 60, 1895, p. 405. Gesetz der differenten Theilungszeiten.

2) Vergleiche das zutreffende Gleichniss mit den verschieden schwingenden Pendeln, bei Ziegler, l. c., p. 406. In dieser speciellen Fassung aber hat das Gesetz, das man dann als das Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz bezeichnen könnte, nicht all-

Wenn wir daher im Stadium *II—IV* mit Regelmässigkeit eine Zelle, und zwar eine ganz bestimmte, nämlich die Körnchenzelle, zurückbleiben sehen, und wenn im folgenden Stadium *IV—VIII* zwei Zellen regelmässig später mit der Theilung einsetzen als die beiden andern, so sind wir zweifellos vollkommen berechtigt, diese beiden Zellen als die Abkömmlinge der im vorhergehenden Stadium bereits zurückgebliebenen Zellen anzusehen.

Von Interesse ist nun weiter, dass auch diese beiden zurückgebliebenen Zellen bereits wieder eine, wenn auch sehr geringe, Differenz unter einander zeigen. Wir sehen nämlich in Fig. 9 a den in der Spiremphase stehenden Kern noch im Besitz von 3 grossen Nucleolen, welche sämmtlich der einen Sphäre genähert sind, während in der Schwesterzelle (Fig. 9 b) die Nucleolarsubstanz schon vollständig verschwunden ist. In der weiteren Folge tritt nun allerdings vorübergehend wieder ein Ausgleich ein: die Asterphase dauert nämlich, wie aus ihrer Häufigkeit auf den Präparaten zu entnehmen ist, sehr lange, und so kann es nicht Wunder nehmen, wenn die beiden vorauseilenden Kerne während dieser Phase von den beiden zurückgebliebenen für eine Zeit lang gewissermaassen eingeholt werden. So zeigt denn z. B. in Fig. 10 sowohl die Körnchenzelle, als die drei anderen, die Aequatorialplatte in Polansicht.

Aber diese Phasengleichheit, die, freilich streng genommen, nur eine scheinbare ist, besteht nicht lange. Schon in den folgenden Phasen bleibt die Körnchenzelle wieder zurück, während auch ihre Schwesterzelle von dem Normalschritt der anderen beiden Zellen mitgerissen zu werden pflegt. Dies wird durch folgende Beispiele verdeutlicht:

Ei A: { 1 Aequatorialplatte (Körnchenzelle),
3 Metakinesen;

Ei B (Fig. 11): { 1 Metakinese (Körnchenzelle),
1 Dyaster mit einzelnen im Aequator noch verbundenen Schleifen (vermuthlich die Schwesterzelle der Körnchenzelle),
2 Dyaster.

gemeine Gültigkeit, im Besonderen nicht, wie wir sehen werden, in der Keimbahn.

Wie zu erwarten, findet sich diese Phasendifferenz noch zu einer Zeit vor, wenn die neugebildeten Theilbläschen anzuschwellen und zu den Tochter-Doppelkernen zusammenzufliessen beginnen (Fig. 12)[1].

Wir sehen also, dass auch im Stadium *IV—VIII* eine Zelle und zwar die Körnchenzelle hinter den übrigen Zellen zurückbleibt. Nach dem Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz ist dies aber zweifelsohne einer der beiden Abkömmlinge der Körnchenzelle des Stadiums *II—IV*. Die Erscheinung der Körnchenbildung tritt demnach, wenn anders jenes Gesetz seine Gültigkeit hat, in einer direkten Descendenz von Zellen auf.

VIII—XVI.

(Vierter Theilungsschritt.)

Auch hier sind noch die Erscheinungen der Heterotypie und Doppelkernigkeit durchweg wahrzunehmen. Was die erstere anbelangt, so sind immer noch metakinetische Tonnenstadien mit Ringbildung und äquatorialer Schleifenverklebung vorhanden (Fig. 14), jedoch beginnen auf den Präparaten bereits die Dyasterstadien überhand zu nehmen, wodurch ein allmähliger Uebergang zum gewöhnlichen (somatischen) Kerntheilungs-Typus eingeleitet wird.

Die Anfangsphasen habe ich hier nicht genau verfolgen können. Bezüglich der Asterphase gilt aber hier jedenfalls noch dasselbe wie für das Stadium *IV—VIII*: vor Ablauf dieser Phase zeigt nämlich die neue Körnchenzelle nur eine ganz geringe Verlangsamung gegenüber den anderen Zellen, wie dies z. B. in Fig. 13 zum Ausdruck kommt. Dagegen bleibt die Körnchenzelle in den späteren Phasen um ein Beträchtliches zurück, so dass ihr Kern noch die lockere Dyasterform zeigt, während be-

1) Der in Fig. 12 abgebildete Schnitt war mir übrigens deshalb noch besonders aufgefallen, weil dies das einzige Bild war, in welchem auch die Schwesterzelle der Körnchenzelle neben dem Kerne zwei oder drei Brocken einer färbbaren Substanz zeigte. In keiner anderen Schnittserie, weder in dieser noch in einer anderen Theilungsperiode, habe ich etwas entsprechendes gesehen.

reits in den übrigen Zellen die Dispireme, bezw. die Theilbläschen der Tochterkerne wahzunehmen sind (Fig. 15).

Die Aussen-Körnchen sind neben den ruhenden Kernen nicht einfach zwischen die Dotterschollen eingesprengt, sondern es finden sich an Stelle der verschwundenen Sphäre breite, baumartig verzweigte Rillen und Klüfte zwischen den Dottermassen vor, in welchen die Körnchen grösstentheils eingelagert sind.

Von allgemeinerem kerntheilungsgeschichtlichen Interesse scheint mir hier die mehrfach mit Sicherheit festgestellte Thatsache zu sein, dass die zwölf Tochterschleifen während der Dispirem-Phase sich zunächst zu sechs Chromatinkörpern zusammengruppiren (Fig. 15, *dsp*). Diese sechs Chromatinkörper setzen sich dann in ähnlicher Weise wie die Vierergruppen der Reifungstheilungen aus mehreren (vier oder sechs[1]) färbbaren Körnern zusammen, die durch eine linin-artige Substanz zusammengekittet erscheinen. Es war mir diese Paarung der Schleifen aber nicht wegen dieser mehr äusserlichen Aehnlichkeit mit den Vierergruppen von Interesse, sondern vor allem deshalb, weil ich eben bei Cyclops brevicornis für die Zwischenzeit zwischen der ersten und zweiten Reifungstheilung eine derartige Paarung, d. h. eine Aneinanderlegung von je zwei ursprünglich vollkommen getrennten Schleifen anzunehmen genöthigt war[2]). Hier, in den Dispiremen der Furchungstheilung, ist ein Irrthum bezüglich der Paarung ausgeschlossen, und so dürfte demnach jene für die Vorphasen der zweiten Reifungstheilung gemachte Annahme eine weitere wichtige Stütze gewonnen haben.

Das vollendete *XVI*-Stadium (Fig. 16) kann als erstes Blastula-Stadium bezeichnet werden: eine Furchungshöhle tritt zum ersten Mal hier auf und gleichzeitig treten die Doppelkerne an die Oberfläche des Eies. Inwieweit die Einziehungen der Eioberfläche, welche nunmehr in der Nachbarschaft der Kerne zu bemerken sind, als ein natürliches Vorkommniss zu betrachten sind, habe ich am lebenden Ei bisher nicht entscheiden können.

1) Vielleicht erklärt sich diese Verschiedenheit (vergl. Fig. 15, *dsp*) aus den verschiedenen Ansichten, in denen sich diese Chromatinkörper auf den Schnitten darbieten.

2) Selbständ., p. 586 ff.

XVI—XXXII.

(Fünfter Theilungsschritt.)

Auch dieser Theilungsvorgang endet noch mit der Doppelkernigkeit und zeigt in seinem Verlaufe noch Anklänge an das heterotypische Schema. Doch überwiegen bereits die Dyasterfiguren ganz bedeutend gegenüber den metakinetischen Tonnenbildern und auch die Anzahl der Schleifen dürfte in den meisten Zellen bereits die Zwölfzahl überschreiten[1]), d. h. die mit der Heterotypie zusammenhängende Schein-Reduktion der Elemente beginnt der Normalzahl „24" Platz zu machen. Nur in einer der Nachbarzellen der neuen Körnchenzelle habe ich wiederholt in der Polansicht des Asters mit ganz ausserordentlicher Klarheit die Zwölfzahl der Schleifen ablesen können: die betreffenden Bilder (Fig. 17 und 18 *nz*) geben an Klarheit den schönen Bildern bei Ascaris nichts nach, ja, sie dürften vielleicht gegenüber denselben als Demonstrationsobjekt noch den Vorzug haben, insofern sie sich in Folge der grösseren Anzahl der Schleifen noch mehr den typischen Kerntheilungsbildern nähern.

Im vorliegenden Stadium sehen wir nun bei der neuen Körnchenzelle die Phasendifferenz bereits in viel höherem Maasse sich bemerklich machen, als dies bisher der Fall war. Während es nämlich der Körnchenzelle in den vorhergehenden Stadien immer wieder gelang, die übrigen Zellen während der Asterphase für kurze Zeit einzuholen, zeigt dieselbe im Stadium *XVI—XXXII* ganz allgemein noch das Spirem, während die übrigen Zellen bereits die Asterphase (Fig. 17) oder theilweise sogar schon die Dyaster- und Dispiremphase (Fig. 18) erreicht haben. Während dann die letzteren zum grossen Theil bereits zum Dispirem vorgeschritten sind, rückt die Körnchenzelle in das Asterstadium ein, sie erreicht ferner die metakinetische Phase, wenn schon ein Theil der übrigen Zellen die Tochter-Doppelkerne zeigt (Fig. 19) und befindet sich noch lange Zeit im Dyasterstadium, wenn bereits ganz allgemein die Doppelkerne zur Anschauung kommen (Fig. 20).

Rechnet man, natürlich ganz schätzungsweise, auf Grund der relativen Häufigkeit der einzelnen Phasen auf den Präparaten,

1) Vergl. hierzu Selbständ., p. 609.

die Zeitdauer für das Spirem = 1, für den Aster = 2, für Metakinese, Dyaster und Dispirem je = 1, so ist demnach die Phasendifferenz der Körnchenzelle gegenüber den übrigen Zellen im Stadium *II—IV* rund $=\frac{1}{2}$, im Stadium *IV—VIII* und *VIII—XVI* = 1, im Stadium *XVI—XXXII* aber gleich 2—3 zu setzen. Diese Zeitangaben sollen selbstverständlich nur ganz im Rohen die zunehmende Phasendifferenz veranschaulichen.

In den bisher besprochenen Stadien hatten die körnchenfreien Zellen — mit Ausnahme der Schwesterzelle der Körnchenzelle — im grossen Ganzen stets das nämliche Tempo eingehalten, trotz ihrer verschiedenen Abkunft. Wenigstens wurde die Dyasterphase von allen gleichzeitig erreicht. In dem vorliegenden Stadium beginnen nun aber auch hierin Unterschiede aufzutreten, in welchen jedoch leicht eine Regel zu erkennen ist. Auf Medianschnitten, welche die Körnchenzelle voll getroffen haben, zeigt sich nämlich, dass die Zellen auf der einen Seite der letzteren im Allgemeinen am weitesten voran, auf der anderen am weitesten zurück sind, während die dazwischen liegenden Elemente die verschiedenen Uebergangsstufen zeigen. Dies zeigt sich z. B. in Figur 18, in welcher die Zellen gegenüber der Körnchenzelle bereits allgemein den Dyaster zeigen, während die rechts an die Körnchenzelle sich anschliessende Zelle erst den Aster aufweist. Noch besser tritt vielleicht dieses Verhältniss in Figur 19 hervor, wo wir bei einem Umgang im Sinne des Uhrzeigers hinter einander auf Doppelkerne, Dispireme, Dyaster und Metakinesen stossen.

Noch auf zwei weitere, nicht speciell auf unsere Frage bezügliche Punkte sei hier hingewiesen. Einmal ist von diesem Stadium an die Vorliebe des Richtungskörpers für die Nachbarschaft der Körnchenzelle, speziell für die langsamer sich theilenden Elemente der einen Seite besonders bemerklich (Fig. 18, 19, 20, 21). Zweitens zeigt in diesem und theilweise auch in den folgenden Stadien an den der Furchungshöhle zugewandten Enden der keilförmigen Blastomeren das Plasma vielfach eine dotterfreie, sehr dunkel tingirbare Beschaffenheit (Fig. 18 und 19) und gleichzeitig beginnt eine körnig gerinnbare Substanz die Furchungshöhle allmählich auszufüllen. Ich vermuthe, dass beide Erscheinungen zusammengehören, und dass jene Veränderung der

Innenflächen der Blastomeren mit der Bildung des Binnensekrets im Zusammenhang steht.

XXXII—(LX, E, S).

(Sechster Theilungsschritt der Ektodermelemente.)

Wie die Fig. 23 zeigt, läuft auch dieser Theilungsschritt auf eine allgemeine Doppelkernigkeit der Elemente hinaus, dagegen haben die heterotypischen Kerntheilungsformen typischeren Bildern Platz gemacht.

Hier nehmen nun die vorhin beschriebenen, im ganzen Zellmaterial auftretenden Phasendifferenzen eine immer stärkere Ausdehnung an und zeigen bereits Beziehungen zur Differenzirung der primitiven Embryonalgewebe. Es sind daher von jetzt an, wie dies auch zur Strassen für die Embryonalentwicklung von Ascaris vorgeschlagen hat, in den einzelnen Theilungsperioden Unterabschnitte zu machen und besondere Bezeichnungen für die einzelnen Mutterzellen einzuführen.

Es sind vor Allem zwei Zellen, die ich als *E*-Zelle (blau) und *S*-Zelle (rosa) bezeichne, welche sich gegenüber der übrigen Zellenmasse besonders abheben. So sehen wir in Fig. 22 sämmtliche Zellen auf der Dyaster-, bezw. Dispiremphase angelangt, während jene zwei Zellen noch auf dem Kernbläschen-, bezw. Spiremstadium stehen. Die Phasendifferenz beträgt also, wenn wir die oben angenommenen Zeitangaben zu Grunde legen, für die blaue Zelle 3—4, für die rothe dagegen 4—5 Zeiteinheiten.

Wenn nun das Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz in der oben erwähnten Fassung wirklich Geltung hat, so wird man zu dem unabweislichen Schluss geführt, dass diese beiden Zellen die Abkömmlinge der Körnchenzelle des Stadiums *XVI—XXXII* sind. Letztere Zelle war ja bei der Theilung bereits in einer so auffallenden Weise (um 2—3 Zeiteinheiten) zurückgeblieben (Fig. 17—20), dass man sich schwer eine andere Vorstellung machen kann, als dass es eben ihre beiden Abkömmlinge sind, welche zu Beginn des nächsten Theilungsschrittes eine derartige zurückhaltende Stellung einnehmen. Da nun aber das erwähnte Gesetz auch für die früheren Stadien Geltung haben muss, so müssen diese beiden Zellen, auch schon

in den Körnchenzellen der Stadien *VIII—XVI*, *IV—VIII* und *II—IV* involvirt gewesen sein. Sie stammen also in direkter Descendenz von der Körnchenzelle des Stadiums *II—IV* ab.

Das fernere Schicksal dieser beiden Zellen lässt sich nun aber auf Grund der immer mehr hervortretenden Phasendifferenzen auf's Genaueste verfolgen: die *E*-Zelle giebt nämlich einem grossen Theil der entodermalen Elemente den Ursprung, sie kann daher als Ur-Entodermzelle bezeichnet werden, die *S*-Zelle dagegen stellt die letzte „Stammzelle" der Urgenitalzellen dar.

Das eben besprochene Stadium enthält also jetzt, da sich dreissig von den zweiunddreissig Zellen des Stadiums *XXXII* annähernd gleichzeitig getheilt haben und nur die *E*- und *S*-Zelle noch im Rückstand sind, 60+1+1 Zellen und soll durch die Formel *(LX, E, S)* gekennzeichnet werden.

(LX, E, S)—(LX, 2E, S).

Während die übrigen 60 Zellen in das Doppelkernstadium eingetreten sind, holt zunächst die *E*-Zelle die noch im Rückstand befindliche Theilung nach (Fig. 23). Die Theilungsfigur liegt immer noch tangential zur Eiperipherie, jedoch stets senkrecht zur Verbindungslinie der E- und S-Zelle. Im Medianschnitt Fig. 23 liegt also der Dyaster senkrecht zur Bildebene und stellt sich in Polansicht dar. Demnach ist im Medianschnitt Fig. 24, welcher ein etwas späteres Stadium darstellt, nur eine der beiden Tochterzellen der *E*-Zelle (E_1) zu sehen.

Die *S*-Zelle verharrt unveränderlich im Bläschenstadium und lässt vielfach (Fig. 23), ebenso wie die Ektodermelemente, die Doppelkernnatur deutlich erkennen.

(LX, 2 E, S)—(CXX, 2 E, S).

(Siebenter Theilungsschritt der Ektodermelemente.)

Nun beginnen die übrigen Zellen in die nächste, siebente Theilungsperiode einzutreten (Fig. 29), und zwar macht die Rückenseite des Embryos, wie wir nunmehr den der *E*- und *S*-Zelle gegenüberliegenden Abschnitt der Eiperipherie nennen können, den Anfang. Abgesehen von den der *E*- und *S*-Zelle

unmittelbar benachbarten Zellen, welche am weitesten zurück sind und noch die kleinen Doppelkerne zeigen (Fig. 24, links und rechts unten), macht sich wiederum die schon im Stadium *XVI—XXXII* (Fig. 18—19) wahrgenommene Erscheinung bemerklich: verfolgen wir die Zellen des Medianschnittes Fig. 24 im Sinne des Uhrzeigers, so zeigt sich, dass die beiden den blauen Zellen zunächst gelegenen Elemente „ruhende" Doppelkerne enthalten, dass ferner das nächstfolgende Element ein ausgeweitetes, zur Theilung sich vorbereitendes Kernbläschen, die folgenden beiden die Spiremphase und die am weitesten rechts gelegenen bereits das Asterstadium zeigen.

Dieser Theilungsprozess führt, da die beiden Abkömmlinge der *E*-Zelle (E_1 und E_2), sowie die *S*-Zelle noch im Rückstand bleiben, zunächst zum Stadium (*CXX, 2E, S*).

(CXX, 2 E, S)—(CXX, 4 E, S).

Zuletzt unter allen weiss gehaltenen Zellen kommt die Theilung in dem die blaue Gruppe umgebenden Halbkreis zur Ausführung. Im Oberflächenbild Fig. 25, welches in der Anordnung der Zellen eine ausserordentlich regelmässige, auf mehreren Bildern in genau derselben Weise gefundene Symmetrie zeigt, sind es zwei, vor den blauen Zellen gelegene Dispiremfiguren, welche die letzten Spuren dieser Theilung andeuten. Die central gelegenen Tochterkerne dieser beiden Theilungsfiguren zeigen dabei in regelmässiger Weise eine dichte Anschmiegung an die blauen Zellen und dasselbe gilt noch für zwei andere, zu beiden Seiten der letzteren gelegene Kerne (Fig. 25, *sen*; Fig. 26a, 26b).

Nun theilen sich auch die beiden *E*-Zellen (E_1 und E_2) und zwar in einer zur ersten Theilung der *E*-Zelle senkrechten Richtung, d. h. die Richtungen der Theilungsfiguren liegen parallel zur Verbindungslinie der ursprünglichen, ungetheilten *E*-Zelle und der *S*-Zelle. In Fig. 25 sehen wir diese Theilung bis zum Aster, in den Nachbar-Schnitten Fig. 26a und 26b bis zur Dyasterphase gediehen.

Der noch immer im Bläschenstadium verharrende Kern der *S*-Zelle liegt beträchtlich tiefer als die übrigen Kerne: er wird daher im Oberflächenbild Fig. 25 theilweise von den blauen Zellen verdeckt, ein Verhalten, welches

bei einem Blick auf den Medianschnitt Fig. 26a leicht seine Erklärung findet.

Das gesammte Resultat der siebenten Theilungsperiode ist demnach durch die Formel *(CXX, 4E, S)* wiederzugeben. Statt der 128 Zellen, welche bei einer vollkommen gleichmässigen Theilung des Eies zu Stande kommen würden, ist es, da die S-Zelle bereits den zweiten Theilungsschritt ausgesetzt hat, zur Bildung von 125 Zellen gekommen.

(CXX, 4 E, S)—(CXX, 4 E, B, A).

Nun holt zunächst die Stammzelle der genitalen Elemente, die *S*-Zelle, die Theilung des sechsten Theilungsschrittes nach, nachdem sie um zwei volle Theilungsperioden zurückgeblieben war.

Wie ich bereits früher angegeben habe[1]), theilt sie sich, ohne dass sie ihren Zusammenhang mit der Eiperipherie verliert, in ein peripherisches und ein centrales Element, von denen das erstere, die B-Zelle, im Verband des Blastoderms bleibt, das letztere, die A-Zelle, dagegen in die Tiefe der Blastula tritt und hier die primäre Urgenitalzelle darstellt.

Bei dieser Theilung der Stammzelle (Fig. 27, *S*) treten nun aufs Neue zahlreiche roth färbbare Körnchen im Zellplasma auf. Während aber bei dem vorher gehenden Theilungsschritt derartige Körnchen jeweils nur in der Gegend der einen Sphäre vorzufinden waren, sind dieselben jetzt im ganzen Umkreis der Theilungsfigur zerstreut. Man könnte auf diese Verschiedenheit das Bedenken gründen, ob die bei der Theilung der *S*-Zelle auftretenden Körnchen wirklich den Aussen-Körnchen der früheren Stadien homolog zu setzen sind. Da sich aber aus dem Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz meines Erachtens mit Nothwendigkeit ableiten lässt, dass die *S*-Zelle wirklich in direkter Descendenz von den Körnchenzellen der verschiedenen vorhergehenden Theilungsschritte abstammt, so darf wohl auch die in Fig. 27 wiedergegebene Erscheinung trotz der verschiedenen Form, in der sie nunmehr uns entgegentritt, als eine Wiederholung der in der Körnchenzellen-Reihe beobachteten Bildung

1) Die Kerntheilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat., V. 39, 1892, p. 558. Ueber die Selbständ., p. 605.

betrachtet werden. Man könnte sich beispielsweise, ohne dass man einer physiologischen Erklärung und theoretischen Verwerthung vorzugreifen braucht, vorstellen, dass es der augenscheinliche Wechsel in den äusseren Bedingungen ist, welcher bei dieser veränderten Anordnung der Körnchen eine Rolle spielt: sind ja doch die Körnchenzellen der früheren Theilungsstufen noch Bestandtheile eines einheitlichen Blastoderms gewesen und haben daher wohl auch unter ganz anderen Druck- und Wachsthumsverhältnissen gestanden, als die zum Theil in die Tiefe gedrängte *S*-Zelle. Aber ich glaube, dass es nicht eines solchen, rein hypothetischen Erklärungsversuches bedarf, um die Annahme, dass es sich auch bei der Theilung der *S*-Zelle um die „Aussen-Körnchen" handelt, einigermaassen plausibel zu machen: die Thatsache, dass in dem vorliegenden Stadium einzig und allein die *S*-Zelle durch das Auftreten einer derartigen Erscheinung ausgezeichnet ist, und die weitere Thatsache, dass sich, wie wir sehen werden, die gleiche Erscheinung auch bei der Theilung der *A*-Zelle wiederholt, weisen darauf hin, dass es sich um dasselbe Merkmal handelt, welches in der ganzen Ascendenz dieser Zellen eben auch nur einer einzigen Zelle zugekommen war. Warum sollte schliesslich auch die Erscheinung des Auftretens der Aussenkörnchen mit dem Stadium *XXXII* ein plötzliches Ende genommen haben?

Die Feststellung des eben beschriebenen Theilungsvorganges als einer besonderen Etappe der Keimbahn hat mir einige Schwierigkeiten gekostet, da, in Folge der nicht mehr rein blastodermalen Lage der *S*-Zelle, eine Verwechslung dieser Theilung mit der Theilung der primären Urgenitalzelle (Fig. 31) nicht ausgeschlossen war; doch hat mich eine genaue Analyse der aufeinanderfolgenden Theilungsvorgänge zu der vollkommenen Ueberzeugung geführt, dass die *S*-Zelle nicht direkt in die Tiefe tritt und durch Theilung die beiden definitiven Urgenitalzellen liefert, sondern dass sie, wie ich schon bei meiner ersten Untersuchung richtig erkannt hatte, vorher gewissermaassen eine vorbereitende Theilung ausführt, welche die in den Verband der Blastodermelemente zurücktretende *B*-Zelle und die ins Innere des Eies sich hereinschiebende *A*-Zelle, die primäre Urgenitalzelle, liefert.

Es sei zum Beweis nur darauf hingewiesen, dass in Medianschnitten des Stadiums der Fig. 27 stets etwa 20 Kerne,

dagegen in Medianschnitten durch das Stadium der Fig. 31 26—28 Kerne voll getroffen werden, zwei Zahlenwerthe, welche denjenigen genau entsprechen, welche nach einem am Schluss des Aufsatzes mitzutheilenden Verfahren für die betreffenden Stadien berechnet werden können. Schon im Hinblick auf diese konstanten Unterschiede in der Zahl der in einem optischen Medianschnitt (bei einer Einstellung) gleichzeitig sichtbaren Kerne ist eine Verwechslung ausgeschlossen, nun vollzieht sich aber auch zwischen den beiden Theilungsprozessen, ausser der Vermehrung der blastodermalen Elemente überhaupt, eine gleich zu beschreibende Gestaltsänderung der entodermalen Elemente, so dass das Bild der Medianschnitte ganz wesentlich verändert wird. Und endlich sei unter Hinweis auf meine frühere Schilderung noch erwähnt, dass die Theilung der *S*-Zelle kaum mehr Anklänge an den heterotypischen Modus zeigt, während derselbe bei der Theilung der *A*-Zelle in ganz ausgeprägter Weise wieder zur Geltung kommt.

Was nun zunächst das Schiksal der *B*-Zelle anbelangt, so habe ich früher (Kernth. Vorg. Mes. u. Ent., p. 565) ihre Abkömmlinge als primäre Urmesodermzellen zu deuten versucht und die *B*-Zelle speciell für die Entstehung zweier Zellen, der β-Zellen, verantwortlich gemacht, welche in einem späteren Gastrulationsstadium zu beiden Seiten der Urgenitalzellengruppe gelegen sind und durch ihre symmetrische Lage und ihre gleichzeitige Theilung gegenüber den ins Innere des Eies eintretenden Entodermzellen ausgezeichnet sind (l. c., Fig. 23 und 25, b_1 und b_2). Ich glaubte sodann, von diesen Zellen, den „Polzellen des Mesoderms," die beiden bogigen Mesodermstreifen, die ich bei dem vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryo vorfand, ableiten zu dürfen (l. c., p. 568).

Ich halte zur Zeit diese Beweisführung nicht für genügend, wenn ich auch allerdings keine Thatsache anzuführen im Stande bin, welche diese Darstellung direkt widerlegen könnte.

Ich werde übrigens auf eine andere (die obige Darstellung nicht ausschliessende) Vermuthung in Bezug auf die Bedeutung der *B*-Zelle im theoretischen Theil zurückkommen und will mich hier mit der Feststellung begnügen, dass zwischen die Theilung, welche die *E*- und *S*-Zelle liefert (Fig. 20), und die Theilung der primären Urgenitalzelle eine Theilung eingeschoben ist, welche

einer ins Blastoderm zurücktretenden (*B*-) Zelle und der primären Urgenitalzelle die Entstehung giebt.

(CXXV, A)—(CCL, 2 Ug).

(Achter Theilungsschritt.)

In einem der vorhergehenden Abschnitte wurde gezeigt, dass die *E*-Zelle auf Grund einer zweimaligen Theilung die weissen (der Hauptsache nach ektodermalen) Zellen wieder eingeholt hat, so dass nunmehr die ganze Eiperipherie sich aus 120 weissen Zellen, aus vier blauen Zellen und ausserdem aus der ins Blastoderm zurückgetretenen *B*-Zelle, im Ganzen also aus 125 Zellen besteht. Bis dahin war von einer verschiedenen Gestalt dieser Zellen nichts zu erkennen. Wie auch der Schnitt geführt sein mag, immer zeigen die sämmtlichen Zellen der Peripherie eine annähernd prismatische oder keilförmige Gestalt.

Nunmehr wird aber dieses Verhältniss ein anderes und zwar scheint der Anstoss zur Gestaltsänderung der entodermalen Zellengruppe auszugehen von dem nächsten, achten Theilungsschnitt, welcher sich vorläufig auf sämmtliche Zellen, mit Ausnahme einer Gruppe von 10 oder 11 ventral gelegenen Elementen, erstreckt. Vermuthlich in Folge der Spannung, welche in den sich theilenden Abschnitten der Eiperipherie entsteht, werden die in der Theilung zurückbleibenden ventralen Elemente zu langen Prismen zusammengedrückt, welche in ihrem peripherischen Ende den Kern beherbergen, dagegen mit ihrer inneren Hälfte die primäre Urgenitalzelle korbförmig umfassen (Fig. 28 ff). Diese Zellengruppe, welche sich aus Elementen von etwas verschiedener Abkunft zusammensetzt, soll in der Folge durch einen violetten Ton ausgezeichnet werden. Die Grenze zwischen den sich theilenden, niedrigen und den zunächst ungetheilt bleibenden, lang-prismatischen Elementen ist Anfangs eine vollkommen scharfe (Fig. 28 und 29). In Fig. 28 sind sämmtliche Zellen des Ektoderms, wie wir nun den in Theilung stehenden Blastodermabschnitt bezeichnen können, noch auf den verschiedenen Phasen der Mitose zu sehen, in Fig. 29 ist an der dorsalen Seite die Theilung grossentheils schon abgelaufen, während die die Entodermzellen umstehenden „Randzellen“ noch mitten in der Theilung, d. h. im Aster- und Dyasterstadium begriffen sind. Erst nachdem auch die Theilung

der Randzellen grossentheils abgelaufen ist (Fig. 30), geht der Theilungsprocess auch auf die Entodermgruppe über.

In diesem Entoderm-Pfropf habe ich vor Beginn der Theilung auf den verschiedenen zusammengehörenden Schnitten wiederholt 10—11 Kerne gezählt, die durch ihre Grösse sich von den bereits getheilten Ektodermzellen wesentlich unterscheiden (Fig. 28—29), und es fragt sich nun, aus welchen Elementen sich dieser Entoderm-Pfropf zusammensetzt. Dass die vier blauen, von der *E*-Zelle abstammenden Elemente dabei sind, glaube ich aus der Combination der verschiedenen Bilder mit Sicherheit entnehmen zu dürfen. Ausserdem lässt sich ja schon aus dem Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz ohne Weiteres ableiten, dass jene blauen Elemente, die schon bei dem vorhergehenden, siebenten Theilungsschritt, zuletzt zur Durchschnürung gelangt waren, sich nun auch in jenem Zellenhaufen befinden, der bei dem achten Theilungsschritt im Rückstand ist. Ferner wird man wohl nicht zu weit gehen, wenn man in dieser Zellengruppe auch jene vier den blauen Zellen benachbarten Elemente sucht, deren Kerne die oben beschriebene eigenthümliche Anschmiegung an die blauen Zellen zeigten (Fig. 25 *sen* u. 26). Somit wären acht von den Elementen auf früher bezeichnete Zellen zurückzuführen. Welches die zwei oder drei übrigen Zellen sind, darüber kann ich keine Angabe machen, da mir vollkommen ausreichende Oberflächenbilder des betreffenden und des unmittelbar vorhergehenden Stadiums fehlen. Vermuthlich wird aber die Entodermplatte auch jene median gelegene Zelle in sich schliessen, welche auf dem Oberflächenbild Fig. 25 und auf anderen demselben genau entsprechenden Bildern zwischen die beiden schrägen Theilungsfiguren eingekeilt ist[1]).

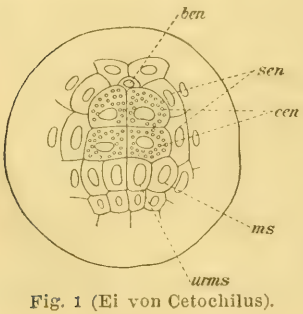


Fig. 1 (Ei von Cetochilus).

1) Die Bilder, welche die Entstehung der Entodermplatte von Cyclops zur Darstellung bringen, lassen sich nunmehr sehr gut mit den Grobben'schen Befunden bei Cetochilus in Einklang bringen (C. Grobben, Die Entwickelungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Arb. Zool. Inst. Wien, V. 3, 1880). Die vier blauen Zellen bei Cyclops entsprechen zweifelsohne den vier „centralen Entodermzellen" (*cen*) bei Cetochilus, welche nach Grobben

Die Fig. 30 zeigt, dass die Theilungsvorgänge nunmehr auch auf die Entodermgruppe herübertreten und es dürfte also nach und nach zur Bildung von im Ganzen 250 peripher gelegenen Elementen kommen.

Während diese Theilungsvorgänge auf die Entodermelemente eben überzugreifen beginnen (Fig. 30 und 31), schickt sich auch die *A*-Zelle, d. h. die primäre Urgenitalzelle zur Theilung an. Es ist diejenige Theilung, welche die Elemente der Keimbahn gewissermaassen noch der siebenten allgemeinen Theilungsperiode schuldig sind und welche wiederum nach dem heterotypischen Modus verläuft, nachdem die wichtigsten Züge dieses Theilungsmodus in den vorhergehenden Stadien sich mehr und mehr verwischt hatten.

Auch hier treten wieder im Zellplasma in grosser Anzahl röthlich tingirbare Körnchen auf (Fig. 30 und 31) und zwar in der gleichen Anordnung, in der sie beim vorhergehenden Theilungsakt zu beobachten waren, nämlich im Umkreis der ganzen Theilungsfigur. Es waren mir diese Körnchen schon bei der ersten Inangriffnahme des Objektes aufgefallen und ich habe wenigstens die grösseren Brocken theilweise auch auf den Figuren meiner ersten Arbeit wiedergegeben. Dass mir im Uebrigen diese Bildungen nicht scharf genug entgegengetreten sind, um sie als besondere und vor Allem als regelmässige Erscheinung erkennen zu lassen, hat vor Allem seinen Grund in der zuerst

durch eine grössere Menge von Nahrungsdotter und durch das grobkörnigere Protoplasma ausgezeichnet sind und aus der ursprünglich in der Einzahl vorhandenen centralen Entodermzelle durch zwei Theilungsschritte zu Stande kommen, die bezüglich der Theilungsrichtungen vollkommen den bei Cyclops beobachteten entsprechen (vergl. Grobben, Fig. 10, 12, 15; letztere Figur ist hier im Text wiedergegeben). Auch die vier, an die centralen Entodermzellen links und rechts anstossenden entodermalen Elemente bei Cetochilus (Textfigur 1 *sen*) sind, namentlich was den Zeitpunkt ihrer Entstehung und die Richtung der betreffenden Theilungen anbelangt, wohl ohne Weiteres mit den vier Zellen bei Cyclops zu vergleichen, deren Kerne in jener charakteristischen Weise den blauen Elementen angelagert sind (Fig. 25 *sen*). Endlich darf vielleicht auch die „ventrale" Entodermzelle bei Cetochilus (*ven*) mit der unpaaren, in der Medianebene gelegenen Zelle bei Cyclops verglichen werden, welche z. B. auf Fig. 25 zwischen den beiden schrägen Dispirem-Figuren gelegen ist.

angewandten Conservirung mit heissem Sublimat-Alkohol, welche den Körnchen ein geringeres Färbungsvermögen verleiht, als dies bei Fixirung mit Osmiumgemischen der Fall ist.

Es wurde oben der Versuch gemacht, die Homologie der bei der Theilung der *S*-Zelle auftretenden Körnchen mit den Aussenkörnchen der vorhergehenden Stadien zu erweisen. Wenn nun eine solche für die Körnchen der *S*-Zelle besteht, so hat sie zweifelsohne auch für die Körnchen der *A*-Zelle Geltung. Es würde sich dann also dieselbe Erscheinung durch die ganze Keimbahn hindurch bis zur Bildung der beiden definitiven Urgenitalzellen verfolgen lassen.

Aber selbst wenn die eben gemachte Annahme, dass die Körnchen der *A*- und *S*-Zelle den Aussenkörnchen homolog sind, nicht vollkommen richtig wäre, so würden wir doch auf Grund des Gesetzes der zunehmenden Phasendifferenz die direkte Abstammung der *S*- und damit auch der *A*-Zelle von den Körnchenzellen behaupten und den Satz aufstellen dürfen:

Die Körnchenzellen stellen die direkten Etappen der Keimbahn dar.

Dieser Satz hat, wie gesagt, zur einzigen Voraussetzung, dass das Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz auch für das Ei von Cyclops brevicornis bis zur Bildung der *S*-Zelle Giltigkeit hat.

Es bleibt noch übrig, den während der Theilung der *A*-Zelle und unmittelbar nachher zum Abschluss kommenden achten Theilungsschritt der übrigen Zellen weiter zu verfolgen. Schon während der Theilung der *A*-Zelle (Fig. 31) waren einige der Entodermzellen etwas in die Tiefe gedrängt worden und hatten gleichzeitig begonnen, in die Theilung einzutreten. Es lässt sich nun als Regel aussprechen, dass während der Theilung der *A*-Zelle die Entodermzellen im Allgemeinen erst die Spiremphase des achten Theilungsschrittes zeigen (Fig. 30 und 31), und da es nun sehr häufig vorkommt, dass eine oder zwei dieser Zellen den anderen etwas voraus sind, so liess ich mich früher dazu verleiten, diese Zellen als die *B*-Zelle bezw. als ihre Abkömmlinge anzusehen. Ich muss nun aber nach sorgfältiger, auf diesen Punkt gerichteter Prüfung der Präparate meine Un-

sicherheit bekennen, zumal ich ja in keiner Weise behaupten kann und behaupten möchte, dass die *B*-Zelle in den Verband der Entodermplatte aufgenommen worden war.

Als zweite Regel lässt sich sagen, dass die Hauptmasse der Entodermzellen erst nach vollkommenem Ablauf der Theilung der *A*-Zelle die Theilung durchführt (Fig. 32), wobei die äusseren Enden der noch nicht in die Tiefe gedrängten Zellen, namentlich während des Dyasterstadiums, knospenförmig über die Oberfläche des Eies hervorragen. Um diese Zeit zeigen die Kerne der beiden Urgenitalzellen in der Regel noch das Aussehen der gewöhnlichen feinfädigen Doppelkerne, ein Verhalten, welches ich, beiläufig bemerkt (in Uebereinstimmung mit den Rückert'schen Angaben und im Gegensatz zu meiner eigenen früheren Mittheilung), auch in diesem und in den folgenden Stadien noch bei einem Theil der Blastodermkerne feststellen konnte [1]).

(CCL, 2 Ug)—(D, 2 Ug).

(Neunter Theilungsschritt.)

Unter der Voraussetzung, dass wirklich alle Zellen (einschliesslich der *B*-Zelle [2]) im vorhergehenden Stadium eine Theilung ausgeführt haben, muss der Embryo jetzt im Ganzen ausser den beiden Urgenitalzellen rund aus 250 Zellen bestehen. Wiederum und zwar zu Beginn der eigentlichen Gestrulation lässt sich nun ein von der Rückenseite sich wellenförmig ausbreitender Theilungsprozess als regelmässiger Vorgang nachweisen, der, falls wirklich alle nicht-genitalen Zellen von demselben betroffen werden, zu einer abermaligen Verdopplung ihrer Zahl, also zu ihrer Vermehrung auf insgesammt 500, führen muss.

---

1) Ich hatte früher angegeben, dass die Zweitheiligkeit der ruhenden Kerne zum letzten Mal in Achtzellenstadien in regelmässiger und unzweideutiger Weise hervortritt. Meine neuen Präparate zeigen, dass bei tadelloser Conservirung diese Doppelkernigkeit noch bis zum Stadium (*LX*, *E*, *S*) als Regel (Fig. 23) und erst vom folgenden Theilungsschritt an nicht mehr als konstante Erscheinung gefunden wird.

2) Es ist wohl im Hinblick auf die sonstige Regelmässigkeit des Theilungsverlaufs anzunehmen, dass diese Zelle inzwischen der *A*-Zelle mit der Theilung nachgefolgt ist.

Ich möchte zum Schluss noch mit ein paar Worten auf den Gastrulationsvorgang selber eingehen, hauptsächlich, um meine frühere Schilderung desselben in einem Punkte richtig zu stellen.

In meiner früheren Arbeit (1892) hatte ich nämlich die Bildung der typischen Becher-Gastrula in der Weise zu erklären versucht, dass auf Grund einer periodischen Theilung einer Anzahl am Blastoporus-Rand stehender Eck- oder Polzellen (vgl. Fig. 34) die entodermalen Elemente staffelweise an den Urgenitalzellen vorbei und ins Innere des Embryos hereingeschoben werden. In der That lassen sich in dem charakteristischen Becher-Gastrula-Stadium am Rande des Blastoporus regelmässig Theilungsfiguren beobachten, und es war daher wohl naheliegend, den Gastrulationsvorgang, vor allem auch das Auftreten der Kern-Staffeln auf Anschnittbildern (Kernth. Vorg., Taf. 24, Fig. 24), in der obigen Weise zu erklären.

Das nunmehr festgestellte Gesetz der wellenförmigen Ausbreitung der Theilungsschritte führt aber, wie ich glaube, nothwendig zu einer anderen Auffassung.

Während der Theilung der Urgenital- und Entodermzellen (Fig. 31 und 32) ist der Entodermpfropf mit seinen äusseren Zellenden zum grossen Theil über die übrige Eiperipherie herausgedrängt und es kommt daher auf Medianschnitten ein Bild zu Stande, welches äusserlich dem späteren dreigliedrigen Embryonalstadium bis zu einem gewissen Grade ähnlich sieht (Fig. 32).

Einzelne der Entodermzellen sind allerdings schon während der Theilung in die Tiefe gedrängt worden, aber der Hauptsache nach erfolgt die Einstülpung der ganzen Entodermplatte erst, wenn bereits der neunte Theilungsschritt von der Rückenseite her sich auszubreiten beginnt (Fig. 33). Die Einstülpung des Entoderms würde nun zweifellos einem typischen Invaginationsvorgang entsprechen, wenn nicht die beiden Urgenitalzellen der Decke des entodermalen Gewölbes sich entgegenstellen und dieselbe in die Höhle des Urdarms zurückstülpen würden. Die ganze Entodermmasse umfasst also in Folge dieses Hemmnisses die Urgenitalzellen in der nämlichen Weise, wie der Augenbecher der Wirbelthierembryonen die Linse mit seinem Rande umgreift. Auf Medianschnitten (Fig. 34) tritt dieses Ver-

hältniss, vor allem die Zweischichtigkeit des Bechers aufs deutlichste hervor und so werden nun auch diejenigen Bilder leicht verständlich, welche den Beginn der Gastrulation bezeichnen. In Fig. 33a z. B. ist ein Anschnitt abgebildet, welcher die ventrale Oberfläche eines Eies enthält: von aussen gesehen stellt die Gastrulahöhle zunächst eine flache und weite Einbuchtung dar, deren Boden von vier Zellen, nämlich den central gelegenen Elementen der ursprünglichen Entodermplatte, gebildet wird. Diese Zellen liefern später z. Th. die innere Wandung des Doppelbechers, also diejenige Zellschicht, welche die Urgenitalzellen zunächst umgibt (Fig. 34). Die diesen Zellen benachbarten Elemente beginnen bereits, wie der folgende Schnitt (Fig. 33b) lehrt, im Umkreis der Genitalzellen gegen die Rückenseite sich vorzuschieben: sie stellen den vorrückenden Rand des Doppelbechers dar.

Demnach muss ich, während die Form der Gastrula und die Ursache dieser besonderen Bildung bereits in der früheren Darstellung richtig erkannt worden war, meine Angaben bezüglich der Herkunft der Elemente dahin richtigstellen, dass die Hauptmasse derselben durch die sich gleichzeitig einstülpende Entodermplatte des vorhergehenden Stadiums gebildet wird, während nur ein kleiner Theil des Becherstiels noch nachträglich durch die Theilungen der Blastoporus-Eckzellen eine Verstärkung erfährt.

Was jedoch eben diese letzteren, in so charakteristischer Weise hervortretenden Theilungen der Eckzellen anbelangt, so handelt es sich um nichts weiter als um die Vermehrungsvorgänge des neunten Theilungsschrittes, welche sich inzwischen bis zum Blastoporus ausgebreitet hatten und, wie die folgenden Stadien deutlich zeigen, nunmehr auch auf die Elemente des Gastrulabechers selber übergehen.

Gleich darauf muss auch der Schluss des Gastrulamundes erfolgen, und nun beginnt (Kernth. Vorg. Mes. und Ent., p. 567, Fig. 26) bereits weder ein neuer, nämlich der zehnte Theilungsschritt, von der Dorsalseite des Embryos aus sich wellenförmig auszubreiten. Falls derselbe wirklich noch sich auf alle Elemente, mit Ausnahme der genitalen, erstreckt, würde es also jetzt zu einem Stadium (**M, 2 Ug**) kommen.

Theoretischer Theil.

§ 1. Ueber die muthmaassliche Natur der „Aussenkörnchen."

Im Vorstehenden wurde gezeigt, dass vor der Differenzirung der „Stammzelle" die Elemente der Keimbahn durch das Auftreten der „Aussenkörnchen" innerhalb der einen Sphäre beziehungsweise Dotterstrahlung ausgezeichnet sind. Während der beiden letzten Theilungen der Keimbahn sind ähnliche Körnchen im Umkreis der ganzen Theilungsfigur wahrzunehmen.

Im Hinblick auf diese Verschiedenheit im örtlichen Auftreten konnte die Homologie der vor der Stammzellen-Differenzierung beobachteten Körnchen und der bei den Theilungen der *S*- und *A*-Zelle aufgefundenen Gebilde nicht mit vollkommener Sicherheit behauptet werden, wenn auch die Annahme einer solchen mindestens sehr naheliegend ist.

Um dieser Unsicherheit Rechnung zu tragen, dürfte es sich empfehlen, bei einer Betrachtung über die muthmaassliche Natur der Körnchen zunächst nur die eigentlichen „Aussenkörnchen" (Ektosomen) der fünf ersten Theilungsschritte ins Auge zu fassen. Aus den vorliegenden Thatsachen scheint nun das Eine mit einiger Sicherheit hervorzugehen, dass man es mit vergänglichen Gebilden zu thun hat, welche in den Vorphasen der Theilung ihre Entstehung nehmen und nach Eintritt der Tochterkerne in das Ruhestadium wieder verschwinden. Man könnte freilich auch an ein einfaches Unsichtbarwerden denken, ebenso wie ja auch für die Centrosomen ein Fortbestand während der Zellenruhe angenommen zu werden pflegt, allein die Unregelmässigkeiten in der Form des Auftretens und die Veränderungen, welche die Körnchensubstanz zu Beginn des Ruhestadiums der Doppelkerne im Gegensatz zu den früheren Phasen zeigt, dürften nach meiner Ansicht viel eher mit der ersteren Annahme in Einklang gebracht werden können.

Ich möchte also bei dem folgenden Deutungsversuch von der Voraussetzung ausgehen, dass in der That bei jedem einzelnen Theilungsschritt eine Neubildung und Wiederauflösung der Körnchen und nicht bloss ein vorübergehendes Wieder-Sichtbarwerden unsichtbar gewordener Gebilde erfolgt. Es fragt sich dann, ob vielleicht die Bildung der Körn-

chen mit irgend welchen wahrnehmbaren, an einer der übrigen Zellsubstanzen vor sich gehenden Veränderungen in unmittelbaren Zusammenhang gebracht werden kann, oder ob es sich um vollkommene Neubildungen sui generis handelt. In ersterem Fall könnte vornehmlich an einen Zusammenhang mit der chromatischen Substanz oder an eine engere Beziehung zur nucleolären Substanz gedacht werden.

Da liegt es nun vor allem nahe, die ganze Erscheinung zu der von Boveri mitgetheilten Chromatin-Abspaltung (Diminution) in Beziehung zu bringen. Es stellt sich aber sofort heraus, dass soweit die vorliegenden, nicht gerade sehr ausführlichen Angaben über den im Ascaris-Ei sich abspielenden Vorgang eine Gegenüberstellung ermöglichen, an eine Vergleichbarkeit der beiderseitigen Befunde vorläufig überhaupt nicht zu denken ist.

In erster Linie muss nämlich daran erinnert werden, dass, wie aus den übereinstimmenden Angaben der Nematoden-Forscher und besonders deutlich wieder aus der neuen Arbeit zur Strassen's [1]) ersichtlich ist, der Diminutionsprocess überhaupt nicht in den Keimbahnzellen selber, sondern in den jeweiligen Schwesterzellen seinen regelmässigen Ablauf nimmt, während bei Cyclops das Auftreten der Körnchen an die Keimbahnzellen selbst gebunden ist. Aber auch abgesehen von dieser allgemeineren Betrachtung geht schon aus den kerntheilungsgeschichtlichen Vorgängen selber die vorläufige Unvereinbarkeit der Befunde hervor: bei den Nematoden handelt es sich ja, wie die verschiedenen Autoren übereinstimmend angeben, um eine Abspaltung der verdickten Enden der Chromatinschleifen im Stadium der Aequatorialplatte [2]), bei Cyclops dagegen konnte das

1) O. zur Strassen, Embryonalentwickelung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw. Mech., V. 3, 1896.

2) Ausser der bekannten ersten Darstellung Boveri's wird übrigens der Verlauf des Vorganges nur noch von V. Herla (Étude des variations de la mitose chez l'ascaride mégalocéphale. Arch. Biol. V. 13, 1895, p. 487) etwas eingehender, und zwar in Uebereinstimmung mit Boveri, geschildert: „On voit que les petits granules qui constituent le centre de la plaque, proviennent de la partie centrale des anses, qui se sont divisées en un grand nombre de petits fragments; que les gros corps colorés de la périphérie représentent les parties terminales des anses qui se sont gonflées ou du moins

Auftreten der Körnchen wiederholt schon in einer früheren Phase des lockeren Spirems wahrgenommen werden, also zu einer Zeit, wo eine Zerlegung des Chromatinfadens in die definitive Schleifenzahl noch nicht zu beobachten ist (vgl. Fig 8 und 17). Im Gegensatz zu den über Ascaris gemachten Angaben konnte daher für Cyclops gezeigt werden, dass das erste Auftreten der Körnchen im Allgemeinen in diejenige rasch verlaufende Phase fällt, in welcher die Auflösung der Kernmembran, der Schwund der Nucleolen und die Segmentirung und äquatoriale Einstellung der Schleifen im Werke ist. Im Aequatorialplattenstadium dagegen, welch' letzteres die Ascaris-Forscher für die Entstehung der von ihnen beschriebenen Körper in Anspruch nehmen, findet sich bei Cyclops stets schon eine Vertheilung der Körnchen im weiteren Umkreis der einen Sphäre vor.

Kurz gesagt, bei Cyclops weist kein einziges Bild darauf hin, dass die Körnchen und Brocken in der für das Nematoden-Ei beschriebenen Weise ihre Entstehung nehmen, nämlich durch Abspaltung der Enden der Chromatinschleifen. Ich kann darnach eine Entstehung der Aussenkörnchen durch direkte Umwandlung chromatischer Fadenstücke nicht annehmen, möchte es aber doch andrerseits auf Grund mehrerer im Folgenden anzuführender Thatsachen für wahrscheinlich halten, dass die Produktion der Körnchen mit den Umwandlungsvorgängen der Kernsubstanzen wenigstens in mittelbarem Zusammenhang steht.

Mit der von Boveri beschriebenen Chromatinabspaltung habe ich in einem früheren Aufsatz (Ueber generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kerntheilungsbilder. Arch. f. mikr.

---

n'ont pas subi les transformations précédant la division longitudinale." O. Meyer (Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. Jen. Zeitschr., V. 29, 1895, p. 394) sagt über Ascaris lumbricoides nur: „ebensowenig vermochte ich zu ermitteln, woher die abgestossenen Chromatinstückchen stammen, wenn es ja auch nach der Analogie mit Ascaris megalocephala wohl keinem Zweifel unterliegen kann, dass auch hier von jedem Chromosoma die Endabschnitte abgestossen werden", und R. Zoja (Untersuchungen über die Entwickelung der Ascaris megalocephala, Arch. f. mikr. Anat., V. 47, 1896, p. 246) hält es im Hinblick auf die Darstellung Herla's „für überflüssig, selbst in ausführlichere Einzelheiten einzugehen".

Anat., V. 43, 1894, p. 777 ff.). vermuthlich mit Unrecht, ein bei dem tümpelbewohnenden Cyclops strenuus beobachtetes Vorkommniss verglichen, welches ich auch jetzt noch, und zwar aus den gleichen Gründen, wie damals, als pathologisch betrachten muss[1]). Zu der Figurenreihe Fig. 35 a—h, in welcher ich den betreffenden Vorgang nochmals zur Darstellung bringe, habe ich in Ergänzung meiner früheren Angaben, noch hinzuzufügen: dass die hier auftretenden chromatischen Partikelchen mehr oder weniger deutlich die Form von Fäden haben und also schon hierin sich von den Aussenkörnchen unterscheiden (vergl. namentlich den Dyasterquerschnitt Fig. 35 g); dass das erste Auftreten dieser Fädchen beim Uebergang aus dem Spirem in den Aster wahrzunehmen ist (Fig. 35 b); dass auch hier die Asterphase (Fig. 35 c) die längste Dauer zeigt; dass in der metakinetischen (Fig. 35 d) und in den früheren Dyasterphasen (Fig. 35 e) die chromatische Theilungsfigur nur die centralen Theile des immer noch in der ursprünglichen Form erhaltenen Kernraums einnimmt, während die abgespaltenen Chromatinpartikelchen, welche im Asterstadium längs der ganzen Peripherie des Kernraums vertheilt waren, nunmehr sich auf den Aequator desselben zurückziehen.

Meine kürzlich von R. Zoja beanstandete Folgerung, dass auch die von Boveri beschriebene Chromatinabspaltung eine pathologische Erscheinung ist, glaube ich nunmehr zurückziehen zu müssen, obwohl eine gewisse Aehnlichkeit speciell der Dyasterfiguren von Cyclops strenuus (Fig. 35 c—f) mit den von den Nematoden-Forschern gegebenen Bildern vorhanden ist.

Eine Nachuntersuchung an neuem Material konnte ich übrigens nicht anstellen, da es mir auch in diesem Jahre nicht geglückt ist, in den Altwassern des Rheins die betreffende Form wieder aufzufinden. Ich bin daher zu meinem Bedauern zur Zeit auch nicht im Stande, auf das von Rückert in der Vierergruppen-Frage kürzlich an mich gerichtete Ultimatum eine Antwort zu geben. Ich hoffe aber um so mehr, dies ein anderes Mal nachholen zu können, als ich mit Bestimmtheit versichern kann, dass die beim tümpelbewohnenden Cyclops strenuus gefundenen Bilder sich nicht mit den bei der pelagischen Form beobachteten Vorkommnissen und speciell mit dem Rückert'schen Schema in Einklang bringen lassen.

1) Dass dem so ist, dürfte auch aus der schon in frühen Furchungsstadien zu Tage tretenden Ungleichzeitigkeit der Theilungen hervorgehen. Auf den betreffenden Bildern zeigen die Blastomeren einzelner Eier die verschiedensten Theilungsphasen, während bei der normalen Entwickelung von Cyclops brevicornis, wie erwähnt, die betreffenden Stadien im Allgemeinen noch eine Gleichzeitigkeit der Theilungen aufweisen.

Es kann nun vor Allem gezeigt werden, dass das erste Erscheinen der Aussenkörnchen im grossen Ganzen zusammenfällt mit dem Schwund der Nucleolarsubstanz im Innern des Kernraums. Dieses gegenseitig sich ausschliessende Auftreten der beiden Bildungen trat mir besonders während der ersten Furchungstheilung entgegen: so fand ich in denselben Eisäcken wiederholt in nebeneinander gelegenen Eiern Bilder vor, wie sie in Fig. 1 und Fig. 2 dargestellt sind, d. h. einerseits Spiremphasen mit Nucleolen, andrerseits Uebergangsphasen zwischen Spirem und Aster ohne Nucleolen, aber mit Aussenkörnchen. Da nun aber im Allgemeinen nebeneinander gelegene Eier, und zwar auch noch in späteren Furchungsstadien, nur sehr geringe Phasenunterschiede zeigen, so folgt, dass der Schwund der Nucleolen und das Auftreten der Aussenkörnchen sich unmittelbar aneinander anschliessen muss. Beinahe noch deutlicher kommt dieses Verhältniss in den Figuren 8 und 9 zum Ausdruck: Die beiden hier abgebildeten Eier befinden sich in nicht sehr weit auseinanderliegenden Phasen des dritten Theilungsschrittes und zwar sind in jedem derselben je zwei Kerne hinter den beiden anderen um eine geringe Phasendifferenz zurückgeblieben, in dem einen Ei (Fig. 8) zeigen diese zwei zurückgebliebenen Kerne ein frühes Spiremstadium, im anderen (Fig. 9) haben sich in denselben die Schleifen bereits senkrecht zur Aequatorebene eingestellt. In Fig. 8 treten nun bereits die Aussenkörnchen auf, während in Fig. 9a der eine Kern noch im Besitz von drei grossen Nucleolen ist. Es folgt auch hieraus, dass das Verschwinden der intranucleären Nucleolen und das Auftreten der Aussenkörnchen zeitlich annähernd zusammenfällt, und zwar steht der Eintritt dieser beiden Ereignisse, wie ich bereits im beschreibenden Theil erwähnt habe, offenbar in keinem strengen Abhängigkeitsverhältnisse zur Umbildung der chromatischen Substanz [1]).

Gehen wir von diesem zeitlichen Zusammenfallen der beiden genannten Erscheinungen aus, so erhebt sich als nächste Frage,

1) Sonst wäre in Fig. 8 das Vorhandensein von Nucleolen und das Fehlen der Aussenkörnchen, in Fig. 9 a das umgekehrte Verhältniss zu erwarten.

ob vielleicht ein Austritt der übrig gebliebenen (oder während der Anfangsphasen der Mitose neu sich bildenden) Nucleolen und eine Umwandlung derselben in die Aussenkörnchen angenommen werden kann.

Dass die Nucleolen, welche nach meiner Auffassung[1]) an oder in den chromatischen Fäden als Nebenprodukte des Stoffwechsels ihre Entstehung nehmen, die Tendenz haben, aus der Mitte des Kerns gegen die Kernmembran hinzuwandern, ist von zahlreichen Objekten her bekannt und kann verschiedenen Ursachen zugeschrieben werden: so dürfte wohl die bekannte peripherische Lage der Nucleolen des Amphibien-Keimbläschens auf centrifugale und allseitig wirkende osmotische Strömungen zurückzuführen sein[2]), und ebenso kann im Selachier-Keimbläschen die von Kastschenko und Rückert beschriebene Concentration der Nucleolen in einem bestimmten, der Ei-Oberfläche zugewandten Abschnitt des Keimbläschens in der Weise gedeutet werden, dass die an den Chromatinfäden sich bildenden nucleolären Tröpfchen unter allmähliger Stoffzunahme entgegengesetzt der Richtung der Schwerkraft an die Kernperipherie wandern[3]).

Aber auch ein wirklicher Austritt der Nucleolen aus dem Kernraum ist wiederholt beobachtet worden. So konnte A. Zimmermann[4]) in verschiedenen pflanzlichen Geweben den Austritt der verkleinerten Nucleolen zu Beginn der Mitose beobachten, und auch bei thierischen Objekten scheint dieser Vorgang nicht zu den Seltenheiten zu gehören. Ich selbst konnte eine Ausscheidung des Hauptnucleolus (Metanucleolus) des Keimbläschens in den Eiern von Hydromedusen[5]) und Echinodermen[6]) als wahrscheinlich aussprechen, beziehungsweise direkt beobachten,

---

1) Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat., V. 45, 1895, p. 246, 252.

2) D. Vorst. d. Eir., p. 257 ff.

3) D. Vorst. d. Eir., p. 252 und p. 257, Anm. 2.

4) A. Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzellen, Bd. 2, Heft 1, Tübingen 1893.

5) Die Furchung des Eies von Aequorea Forskalea. Arch. f. mikr. Anat., V. 40, 1892, p. 251.

6) Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen II Arch. f. mikr. Anat. V. 42, 1893, p. 281.

und in Uebereinstimmung mit diesen Angaben stellte Wheeler[1]) bei dem parasitischen polychäten Wurm Myzostoma einen Austritt des Nucleolus aus dem Keimbläschen fest.

Noch viel bedeutungsvoller für die specielle, uns beschäftigende Frage sind aber die Befunde der Botaniker Karsten und Guignard, denen zu Folge in den Mutterzellen des Sporangiums eines Bärlapps die Nucleolen bei der Auflösung der Kernmembran nicht allseitig aus dem Kern in das Plasma übertreten, sondern sich speciell um die beiden Spindelpole gruppiren, so dass an eine direkte oder indirekte Beeinflussung ihrer Bewegungsrichtung durch die Centrosomen gedacht werden muss[2]).

Kehren wir nun zu unserm Objekte zurück. Es wurde oben zunächst das zeitliche Zusammenfallen des Nucleolen-Schwunds und des Auftretens der Aussenkörnchen betont und daran die Frage geknüpft, ob vielleicht eine direkte Umwandlung der ersteren in die letzteren angenommen werden kann. In der That sind mir wiederholt — und zwar, ehe ich noch auf die Aussenkörnchen aufmerksam geworden war — Bilder aufgefallen, für welche eine Aehnlichkeit mit den Karsten'schen und Guignard'schen Figuren nicht abzuweisen ist. Es sind dies die bereits im beschreibenden Theil erwähnten Vorkommnisse, in welchen die Nucleolen des im Spiremstadium stehenden Kernes in auffälliger Weise einseitig der einen Sphäre zugewandt sind. Solche Bilder habe ich in Fig. 1, wo die Erscheinung in dem oberen der beiden Geschlechtskerne deutlich zu sehen ist, sowie in Fig. 9a wiedergegeben. Letztere Figur, welche bereits in meiner früheren Arbeit[3]) Aufnahme gefunden hat, zeigt in dem einen der beiden zurückgebliebenen Kerne die drei einzigen

1) W. M. Wheeler, The Behaviour of the Centrosomes in the Fertilized Egg of Myzostoma Glabrum, Leuckart. Journ. Morph., V. 10, 1895, p. 307: „The nucleolus of the germinal vesicle remains in the cytoplasm as an inert mass, gradually melting away, but not disappearing till about the 8-cell stage, when it may often be found in the largest blastomere."

2) G. Karsten, Ueber Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei Psilotum triquetrum. Ber. Deutsche bot. Ges., V. 11, 1893, Fig. 4—7; L. Guignard, L'origine des sphères directrices. Journ. Bot., 1894, Fig. 1—4.

3) Selbständ. d. vät. u. mütt. Kernsubstanz, Fig. 57.

überhaupt vorhandenen Nucleolen in ausgesprochener Weise der einen Sphäre genähert. Derartige Bilder, zu denen ich noch eine Reihe anderer hätte hinzufügen können, stellen gerade das dar, was im Fall eines Austritts der Nucleolen in den Umkreis des einen Centrosomas als Zwischenphase erwartet werden muss. Es bliebe dann nur noch übrig, die in diesem Fall anzunehmende Verkleinerung und Zerstückelung der Nucleolen zu erklären[1]). Bei der mangelnden Einsicht, welche wir zur Zeit noch in die Natur der nucleolären Substanz und ihrer Veränderungen haben, kann aber die Möglichkeit eines derartigen Vorgangs weder streng bewiesen noch auch andererseits bestritten werden, es soll jedoch hier noch einmal daran erinnert werden, dass ja auch A. Zimmermann von einem Zerfall der austretenden Nucleolen spricht.

So, wie die Sache liegt, würde also der Annahme kaum etwas im Wege stehen, dass die zu Beginn der Mitose noch vorhandenen oder neugebildeten Nucleolen aus dem Kernraum in der Richtung der einen Sphäre auswandern und sich hier in die Aussenkörnchen umwandeln.

Ich habe nun versucht, um zu einer besseren Begründung dieser Auffassung zu gelangen, etwas Genaueres über die Abstammung der Körnchen durch differenzirende Färbungen zu ermitteln. Da es sich herausgestellt hatte, dass zahlreiche Doppelfärbungen (Hämatoxylin einerseits, Pikrokarmin, Boraxkarmin, Fuchsin S oder Saffranin andrerseits; Methylenblau und Fuchsin S) den Chromosomen namentlich während der Kerntheilung eine dunkelblaue oder violette, den Nucleolen eine ausgesprochen hellrothe Färbung verleihen, so versuchte ich, eine Reihe von verschiedenen Stadien im Besonderen auf das Tinktionsvermögen der Aussenkörnchen zu prüfen. In der That erzielte ich wiederholt, namentlich bei den Doppelfärbungen Hämatoxylin-Boraxkarmin und Hämatoxylin-Fuchsin S, eine trübbrothe Färbung der Aussenkörnchen bei ausgesprochen blauer Tinktion der

1) Eine andere Frage würde die nach den Ursachen der weiteren Ausbreitung sein, welche die Aussenkörnchen im Verlauf der Theilung zeigen (Fig. 3, verglichen mit Fig. 2). Vielleicht handelt es sich auch hier um eine statisch-mechanische Begleiterscheinung der die Bildung der Sphären und Polstrahlen hervorrufenden Vorgänge (s. oben p. 37, Anm.).

Chromosomen. Allein zu einer vollkommen befriedigenden Differenzirung bin ich doch nicht gekommen und zwar aus folgenden Gründen:

Während der Theilung besitzen die Aussenkörnchen, wie aus den Figuren ersichtlich ist, eine sehr geringe Grösse, welche selbstverständlich, namentlich wenn sich das Sphärenplasma stärker mitfärbt, eine vollkommen objektive Entscheidung über den jeweiligen Farbton bedeutend erschwert oder ganz unmöglich macht, und andrerseits zeigt beim Eintritt in die Kernruhe, wenn die Färbung der Aussen-Brocken in Folge ihres grösseren Volumens eine unzweideutige ist, das Chromatingerüst ein so geringes Tinktionsvermögen, dass ein Vergleich der Farbenabstufungen beider Gebilde wiederum auf Schwierigkeiten stösst. Je nach der stärkeren Einwirkung des blauen oder rothen Farbstoffs erscheinen nämlich dann sowohl die Aussenbrocken als die Nucleolen blau oder roth, ohne dass ein Vergleich mit der nur schwach gefärbten chromatischen Substanz möglich ist.

Ich vermag daher, trotz langer verschiedenartiger Versuche, nicht mit voller Befriedigung auf diese Doppelfärbungen zurückzusehen und darf die oben mitgetheilten Resultate nur als eine Stütze, aber nicht als einen entschiedenen Beweis für diejenige Auffassung betrachten, zu welcher ich durch vergleichende Betrachtung der einzelnen Phasen gelangt bin[1]).

Alles in Allem möchte ich also der Ansicht zuneigen, dass es sich bei den Körnchen um Bildungen nucleolärer Natur handle, also um Stoffwechselprodukte, welche „während der

1) Ich muss auch gestehen, dass ich, selbst bei besserem Gelingen des differenzirenden Verfahrens, demselben nicht gern das letzte Wort bei der Entscheidung der vorliegenden Frage einräumen würde. Denn angenommen auch, die Körnchen würden genau die Färbung der Nucleolen zeigen, so wäre damit noch nicht entschieden, ob es sich nicht doch um zerfallende Chromatinbestandtheile handelt — färbt sich ja doch die Substanz des ins Ei aufgenommenen Richtungskörpers, welche doch wohl als ursprünglich chromatisch zu betrachten ist, z. B. bei Anwendung der Doppelfärbung Hämatoxylin-Boraxkarmin ausgesprochen hellroth —, und andrerseits würde, wenn die Färbung der Körnchen entsprechend derjenigen der Chromosomen ausgefallen wäre, immer noch die Frage offen bleiben, ob es sich nicht um Neubildungen sui generis handeln könnte.

vegetativen Thätigkeit der Zelle und des Kerns — und noch in den ersten Vorphasen der Theilung — in oder an den chromatischen Elementen zur Abscheidung gelangen und zu Beginn der Mitose aus dem Kernraum entfernt werden“ [1]). Für die Kerne der Körnchenzellen ist dann allerdings, im Gegensatz zu den übrigen Embryonal-Elementen, eine besonders reichliche Produktion der Nucleolarsubstanz und demnach eine besonders intensive vegetative Thätigkeit anzunehmen, eine Verschiedenheit, auf welche manche Bilder, wie z. B. Fig. 9, allerdings hinzuweisen scheinen [2]).

Der Unterschied gegenüber den Karsten'schen und Guignard'schen Befunden würde, abgesehen von der beim Austritt erfolgenden Verkleinerung, darin bestehen, dass die Nucleolen sich beim Austritt aus dem Kernraum nur der einen der beiden Sphären zuwenden.

§ 2. Ueber die einseitige Lagerung der Aussenkörnchen.

Wie ist nun diese ausschliessliche Bevorzugung der einen Sphäre zu erklären?

Es kann zunächst daran gedacht werden, dass die einseitige Lagerung der Körnchen in der Nähe der einen Sphäre im Zusammenhang steht mit einer sonstwie hervortretenden Polarität des Eies, beziehungsweise der jeweiligen Körnchenzelle.

Untersuchen wir daher zunächst, ob für das befruchtete Ei eine vorher bestehende Polarität angenommen werden kann.

Wie ich früher zeigte [3]), quellen die Eier von Cyclops brevicornis in schraubiger Drehung aus der Oviduktöffnung hervor und legen sich dann innerhalb der gemeinschaftlichen Eisackhülle in mehreren Kolonnen hinter- und nebeneinander. Die Gestalt, welche ein Ei zunächst annimmt, ist demnach lediglich von der Lage zwischen seinen Nachbarn und der Gestalt der letzteren

1) Vorstad. d. Eireifung, p. 246.

2) Dies würde vorläufig die nächstliegende Annahme sein. Immerhin muss auch die Möglichkeit zugegeben werden, dass die Nucleolarsubstanz, d. h. das „Kernsekret“ der Körnchenzelle, in Folge der bereits fortgeschrittenen Differenzirung der letzteren, eine etwas andere Beschaffenheit, beziehungsweise ein besonderes Widerstandsvermögen gegenüber den auflösenden Faktoren zeigt.

3) Selbständ., p. 595.

abhängig, und eine äussere, rein geometrische und gewissermaassen zufällige Polarität wird nur in sofern geschaffen, als in Folge des innerhalb der einzelnen Kolonnen bestehenden Drucks die Eier zu prismatischen Körpern zusammengepresst werden, an welchen ein inneres, nach der Längsaxe des Eisacks gerichtetes und ein äusseres, an der Oberfläche des Eisacks anstehendes Ende unterschieden werden kann. Dagegen ist von einer inneren, in einer Verschiedenheit der Ei-Substanzen begründeten Polarität nichts zu erkennen: die Vertheilung der Dottermasse ist, wenigstens für unser Auge, eine völlig gleichmässige und auch die Lage der ersten Furchungsspindeln in der Richtung des längsten Ei-Durchmessers (Fig. 3) weist dem O. Hertwig'schen Gesetze zu Folge darauf hin, dass eine Polarität der Eimassen vorläufig nicht vorhanden ist[1]).

Der Vollständigkeit halber soll hier nur noch erwähnt werden, dass sich zwischen dem Auftreten der Körnchen und der Lage des ins Eiplasma aufgenommenen Richtungskörpers gleichfalls keine Beziehung nachweisen lässt. Wie ich früher zeigte, ist die Lage des letzteren eine durchaus unregelmässige, „da naturgemäss der Punkt der Eiperipherie, wo die Richtungstheilung stattgefunden hat, inzwischen (bis zur endgültigen Festkeilung der Eier) mehrfache Verschiebungen erlitten hat[2]). So sieht man denn den Richtungskörper zur Zeit der ersten Furchungs-Theilung bald in der körnchenführenden, bald in der körnchenfreien Eihälfte, bald auch im Aequator des Eies liegen. Entsprechendes gilt auch für die späteren Stadien; speciell im Zwei-Zellenstadium liegt der Richtungskörper bald in der Körnchenzelle, bald in der Schwesterzelle (Fig. 4 und 6), und erst zu Beginn der Gastrulation tritt eine Vorliebe desselben für die entodermalen und genitalen Elemente hervor.

Noch weniger thatsächliche Anhaltspunkte hat man, wenn man sich für die späteren Furchungsstadien eine von vornherein gegebene Polarität der jeweiligen Körnchenzelle vorstellen oder eine solche auf eine angenommene Polarität des ungefurchten Eies zurückführen will. Beachtet man dagegen, dass die Körnchen zuerst innerhalb einer Sphäre auftreten (Fig. 2, 8, 17)

1) Von Interesse dürfte sein, dass in Eiern von ganz ähnlicher Gestalt, welche im Eisack hintereinander gelegen und deren erste Furchungsspindeln im Allgemeinen parallel zu einander gelagert sind, die Körnchen bald auf der einen Seite, bald auf der anderen Seite der Eier liegen (Fig. 3).

2) Selbständ., p. 596.

und dass sie stets auf eine der beiden Sphären, beziehungsweise Dotterstrahlungen beschränkt sind, zieht man ferner, falls man der Hypothese von der nucleolaren Abkunft der Körnchen beipflichten will, die auffällige einseitige Wanderung der Nucleolen (Fig. 1, 9a) heran, so dürfte es beim heutigen Stand unsrer Kenntnisse das nächstliegende sein, anzunehmen, dass die beiden Centrosomen einen verschiedenen (vielleicht einen verschieden „kräftigen") Einfluss auf das umgebende Plasma, beziehungsweise auf die beweglichen Inhaltskörper desselben ausüben.

Ich komme also zu dem nämlichen Schluss, zu dem vor kurzem H. E. Ziegler (l. c. p. 399) auf Grund seiner Untersuchungen an Nematoden-Eiern gelangt ist. Ziegler betont bei Besprechung der auffallend inäqualen Theilung, welche die hinterste Zelle des Vierzellenstadiums zeigt, dass von einer ungleichen Vertheilung der Dottermassen nichts zu bemerken ist, und kommt zur Hypothese, dass die beiden Centren eine ungleiche Kraft haben und eine ungleiche Wirkung auf das Protoplasma ausüben.

Im Ei von Cyclops braucht aber die Ungleichartigkeit der Centren nicht aus einer ungleichen Grösse der Tochterzellen erschlossen zu werden, sondern es tritt bereits in den ersten Phasen und während des ganzen Verlaufs der Theilung eine Erscheinung hervor, welche wohl nicht anders als im Sinne einer Ungleichartigkeit der Centren[1]) gedeutet werden kann.

Dieses Ergebniss besteht auch dann noch zu Recht, wenn die oben gegebene Deutung der Natur der Aussenkörnchen unrichtig ist, und zwar dürfte dasselbe insofern von allgemeinerem Interesse sein, als uns hier eine ganz neue Form einer inäqualen Theilung entgegentritt. Dieselbe ist gegenüber den bei der Furchung meroblastischer Eier und bei der Richtungs-

1) Worin diese Ungleichartigkeit besteht, ob, wie Ziegler annimmt, nur ein Unterschied in der Kraft der Centren vorliegt, darüber möchte ich noch keine bestimmte Ansicht äussern. Würde die beschriebene einseitige Anordnung der Körnchen nur auf die erste Furchungstheilung beschränkt sein, so könnte man allerdings zu der Hypothese Zuflucht nehmen, dass das eine Centrosoma eine Verstärkung durch mütterliche Elemente erfahren habe, aber es würde sich dann nur sehr schwer erklären lassen, auf welche Weise eine derartige Verstärkung durch die späteren Furchungsstadien hindurch fortgeschleppt werden könnte.

körperbildung beobachteten Vorkommnissen dadurch ausgezeichnet, dass die Inäqualität nicht auf die Lage der Kernspindel und damit auf eine ungleiche Vertheilung der Plasma- und Dottermassen zurückgeführt werden kann, sondern in einer Asymmetrie des Theilungsapparates selber ihren Sitz haben muss.

§ 3. Ueber das Auftreten der Körnchen in der S- u. A-Zelle.

Die thatsächlichen Ergebnisse und die Anschauungen, zu denen die bisherigen Betrachtungen geführt haben, lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

Durch die zunehmende Phasendifferenz wird von der ersten Furchungstheilung an eine bestimmte Folge von Zellen als Keimbahn gekennzeichnet;

Die Zellen der Keimbahn sind gegenüber den übrigen Elementen durch das Vorhandensein eines noch in den Vorphasen der Theilung ungelösten Ueberschusses an nucleolärer Substanz ausgezeichnet[1]);

Die Zellen der Keimbahn besitzen Theilungscentren von ungleicher Wirksamkeit. In Folge dessen gelangt die überschüssige Nucleolarsubstanz in Gestalt der „Aussenkörnchen" ausschliesslich in den Bezirk eines der beiden Centrosomen, wo sie in den Endphasen der Theilung der Auflösung anheimfällt.

Zu diesen Ergebnissen muss zunächst noch eine ergänzende Bemerkung gemacht werden. Nachdem nämlich gezeigt worden ist, dass die körnchenproducirenden Zellen in direkter Descendenz die Keimbahn darstellen, bleibt noch die Frage zu entscheiden übrig, ob die körnchenproducirende Zelle jeder Generation identisch ist mit derjenigen Tochterzelle der vorhergehenden Generation, welche die Mitgift der Körnchen erhalten hatte, oder ob der Weg der Keimbahn durch diejenigen Tochterzellen hindurchgeht, welche bei der Vertheilung der Körnchen leer ausgehen. Im ersteren Fall (Schema I) würde also, wie gesagt, jedesmal diejenige Tochterzelle, welche die Körnchen-Sphäre erhält, zur Körnchenzelle der nächsten Generation werden, im

1) Dabei muss vorläufig dahingestellt bleiben, ob derselbe auf einer besonders reichlichen Produktion oder auf einem geringeren Auflösungsvermögen beruht.

zweiten Fall dagegen (Schema II) würde die mit Körnchen beladene Zelle wieder zu einer gewöhnlichen Zelle werden, während die körnchenfreie Tochterzelle zur neuen Körnchenzelle heranwächst.

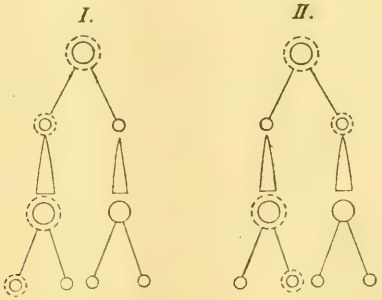


Fig. 2.

Oder, falls die Hypothese über die verschiedene Beschaffenheit der Centrosomen richtig ist: im ersteren Fall würde das „kräftigere" Centrosoma jeder Generation direct von dem kräftigeren Centrosoma der vorhergehenden Generation abstammen, während es im letzteren Fall durch Theilung des „schwächeren" seine Entstehung nehmen würde.

Eine direkte Entscheidung lässt sich aus den Befunden nicht entnehmen, da die Körnchen während der Ruhephase der Kerne jedesmal verschwinden, aber wenn wirklich die Beobachtungen im Sinne einer verschiedenen Potenz der Centrosomen zu erklären wären, so würde es, wie ich glaube, eher das Näherliegende sein, eine Continuität in der Potenz der Centrosomen anzunehmen, d. h. den Weg der Keimbahn durch die mit Körnchensphären ausgestatteten Tochterzellen hindurchzulegen.

In diesem Punkt, wie überhaupt hinsichtlich der Richtigstellung und Befestigung der gemachten Hypothesen darf wohl auf die Gunst anderer Objekte gewartet werden. Bis auf Weiteres müssen und können wir es dabei bewenden lassen, die ganze Folge der zur Genitalzellenbildung führenden Theilungsschritte zu übersehen und das Hauptergebniss mit dem bereits am Schluss des beschreibenden Theils formulirten Satze auszudrücken: die Körnchenzellen (d. h. die körnchenproduzirenden Zellen) stellen die Etappen der Keimbahn dar.

Es wurden bisher nur die Aussenkörnchen sensu strictiori, d. h. die Körnchen, welche in den der Stammzellen-Theilung vorangehenden Theilungsschritten zur Beobachtung kommen, in

den Kreis der Betrachtung gezogen. Schon im beschreibenden Theil wurde aber darauf hingewiesen, dass auch für die in der *S*- und *A*-Zelle auftretenden Körnchen wohl kaum eine andere Deutung zulässig ist, als dass es sich um homologe, den Aussenkörnchen gleichwerthige Gebilde handelt. Dann muss aber auch angenommen werden, dass diese Körnchen gleichfalls einen Ueberschuss an nucleolärer Substanz darstellen, welcher zu Beginn der Theilung aus dem Kernraum entfernt wird, und andererseits muss zur Erklärung der gleichmässigen Vertheilung der Körnchen im ganzen Umkreis der Theilungsfigur schliesslich die Annahme gemacht werden, dass bei diesen Theilungen die beiden Centrosomen eine gleiche Potenz besitzen. Während bei den eigentlichen Aussenkörnchen die Karsten'schen und Guignard'schen Befunde zum Vergleich herangezogen werden konnten, würde hier die Zusammenstellung mit den A. Zimmermann'schen Beobachtungen deshalb näherliegen, weil es sich hier nicht um einen nach bestimmten Stellen gerichteten Nucleolen-Austritt, sondern um eine allseitige Ausscheidung derselben handeln würde.

Nun kann aber doch die während der fünf ersten Furchungstheilungen auftretende ungleiche Potenz der Centrosomen mit dem Umstand in Zusammenhang gebracht werden, dass hier jedesmal ungleiche Theilungen in prospektivem Sinne oder Zelldifferenzirungs-Processe vorliegen: kommt es ja doch hier jedesmal zu einer Spaltung in eine Keimbahnzelle und eine „Ursomazelle". Andrerseits wissen wir aber von der Theilung der *A*-Zelle, dass dieselbe gleichwerthige Zellen, nämlich die beiden, im Embryo und später im Nauplius symmetrisch gelegenen definitiven Urgenitalzellen liefert[1]). Ist nun aber der soeben vermuthungsweise ausgesprochene Zusammenhang zwischen der Ungleichwerthigkeit der Centren und der Ungleichwerthigkeit der Tochterzellen wirklich vorhanden, so darf es nicht Wunder nehmen, wenn bei der Theilung der *A*-Zelle, aus welcher gleichwerthige Produkte hervorgehen, auch eine Gleichwerthigkeit der Centren zur Wahrnehmung kommt.

Eine Schwierigkeit würde nun allerdings noch darin liegen,

1) Vergl. hierzu: Selbständ., p. 613.

dass bereits bei der Theilung der *S*-Zelle die Körnchen die gleiche allseitige Vertheilung zeigen, wie späterhin bei der Theilung der *A*-Zelle.

Der Schluss, welcher dem Obigen zu Folge daraus zu ziehen wäre, ist der, dass auch schon bei der Theilung der *S*-Zelle gleichwerthige Centren auftreten, und weiterhin, dass hier kein eigentlicher Zelldifferenzirungsprozess vorliegt, sondern dass die *A*- und *B*-Zelle, welche aus der Theilung der *S*-Zelle hervorgehen, wenigstens ursprünglich, die gleiche prospektive Bedeutung besitzen.

Die letzte Consequenz aller bisherigen Betrachtungen würde also darauf hinauskommen, dass die *B*-Zelle und ihre eventuellen Abkömmlinge gleichfalls der Genitalanlage angehören. Da wir jedoch sehen, dass nur zwei von den Enkelzellen der *S*-Zelle zu definitiven Urgenitalzellen werden, so bleibt nichts anderes übrig als anzunehmen, dass die Theilung der *S*-Zelle gewissermaassen nur einen vorbereitenden Theilungsakt darstellt, welcher einerseits die primäre Urgenitalzelle (*A*-Zelle), andrerseits aber eine rudimentäre Urgenitalzelle, die *B*-Zelle, liefert.

Zu Gunsten dieser Auffassung lässt sich noch zweierlei anführen.

Erstens möchte ich schon hier darauf hinweisen, dass der Theilung der *S*-Zelle die Theilung der *A*-Zelle verhältnissmässig sehr rasch auf dem Fusse folgt. Während nämlich die *S*-Zelle über die Dauer von zwei ganzen Theilungsperioden der ektodermalen Elemente im Ruhezustand verharrt (Fig. 22—26), liegt zwischen der Theilung der *S*-Zelle und der *A*-Zelle nur eine Theilungsperiode. Dieses Verhältniss tritt aber noch deutlicher hervor, wenn wir die Entodermelemente ins Auge fassen: Die *S*-Zelle beginnt sich zu theilen, wenn die letzteren den siebenten Theilungsschritt eben vollenden (Fig. 27), die Theilung der *A*-Zelle setzt aber bereits ein, ehe noch die Mehrzahl der Entodermelemente die Anfangsphasen des achten zeigt (Fig. 30). Also ist die Frist zwischen den beiden Theilungen der Keimbahn — im Gegensatz zu der früher in der Keimbahn hervorgetretenen Erscheinung — kürzer als der Zwischenraum zwischen den gleichzeitigen Theilungen der Entodermelemente. Es scheint mir,

dass darin ein Hinweis auf die enge Zusammengehörigkeit der Theilung der *S*-Zelle und der *A*-Zelle liegt.

Zweitens sind hier die Grobben'schen Befunde bei Cetochilus heranzuziehen. Ich möchte, ehe mir nicht selbst pelagische Copepoden-Eier zum Vergleich vorgelegen haben, den Versuch nicht wagen, die Grobben'schen „Mesoderm-Zellen" mit der *S*-Zelle und ihren Nachkommen im Einzelnen zu vergleichen. Anscheinend bestehen hier bis zu einem gewissen Grad Verschiedenheiten, aber soviel scheint mir mit Bezug auf die hier besprochene Frage von Interesse zu sein, dass auch Grobben bezüglich der Theilungen der „Mesodermzellen" zu einem ähnlichen Ergebniss gekommen ist, wie ich selber hinsichtlich der letzten Theilungen der Keimbahnzellen. Grobben gibt nämlich an, dass von den vier in einer queren Reihe (hinter den Entodermzellen) gelegenen „Mesodermzellen" (siehe die nach Grobben's Fig. 15 copirte Textfigur 3: *ms*) nur die beiden mittleren, in der Medianebene sich berührenden Elemente (*urms*) späterhin die eigentlichen „Urzellen des Mesoderms" darstellen. Also findet auch bei Cetochilus, nachdem es bereits zu einer differenzirten Organanlage gekommen ist, eine nachträgliche Spezialisirung der Elemente statt, eine Erscheinung, die sehr wohl mit der hier beschriebenen verglichen werden kann.

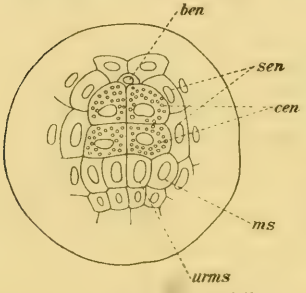


Fig. 3 (Ei von Cetochilus).

Rückblick.

Es sind in den vorhergehenden Abschnitten eine Reihe von Hypothesen zur Erklärung der thatsächlichen Befunde gemacht worden und es mag vielleicht der gewonnene Boden etwas unsicher erscheinen. Ich glaubte jedoch, diesen ersten Erklärungsversuch nach allen Richtungen hin durchführen zu sollen, da es sich hier um eine Erscheinung handelt, welche zum grössten Theil allerdings neu ist, für welche aber trotzdem eine einigermaassen abgerundete und abgeschlossene Darstellung gegeben werden konnte.

Es dürfte nun zum Schluss zweckmässig sein, die beiden Haupt-Thatsachen, um welche sich jene Hypothesen gruppirt haben, nochmals aus ihrer Hülle auszuschälen und dieselben so, wie sie sich im beschreibenden Theil dargestellt haben, auf ihre theoretische Tragweite zu prüfen.

In erster Linie konnten bei Cyclops nicht bloss ganz allgemein die gesetzmässig vor sich gehenden, zeitlichen Verschiebungen der Theilungsvorgänge in den einzelnen Zell-Descendenzen festgestellt werden (Ziegler's Gesetz der differenten Theilungszeiten), sondern es liess sich auch zeigen, dass diese Regelmässigkeit sich sogar auf die speziellen Phasen der Theilungen erstreckt: bestimmte mitotische Phasen in den einen Zellen sind gleichzeitig mit bestimmten Kernstadien in den anderen Zellen zu beobachten. Nachdem dieses Verhältniss klar geworden war, konnte weiterhin gezeigt werden, dass die Phasen, um welche von Generation zu Generation die Theilungen einer bestimmten Zellfolge gegenüber der Masse der übrigen Zellen zurückbleiben, während der eigentlichen Furchungsperiode, bis zum Beginn der Gewebs-Sonderung, eine stetig wachsende Zunahme aufweisen (Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz). Auf Grund dieser Beobachtung konnte die ganze Ascendenz oder Stammzellen-Reihe wenigstens der entodermalen und genitalen Zellenfolge rückwärts verfolgt werden.

Dies letztere möge nochmals an einem Beispiel erläutert werden: im Stadium XVI—XXXII bleibt eine Zelle gegenüber den übrigen soweit zurück, dass wohl schon bei einer Untersuchung des Toto-Objektes die betreffende Zelle, im Hinblick auf das obige Gesetz, als die Stammzelle einer besonderen Differenzirung erkannt worden wäre. Ohne weiteres Eingehen auf den feineren Verlauf der Theilungsvorgänge würde man also zu dem Schluss gekommen sein, dass die Abspaltung der „Stammzellen" der Genitalanlage sich zuerst im Stadium XVI—XXXII bemerklich macht. Die Betrachtung der Kerntheilungsphasen lehrt nun aber, dass der Beginn der betreffenden Phasendifferenz und damit der Stammzellen-Differenzirung sich bis auf das Stadium II—IV zurückverfolgen lässt.

Es scheint mir von besonderem entwicklungsmechanischen Interesse zu sein, auf diesen Punkt auch bei anderen holoblastischen, total-äqual sich furchenden Eiern in Zukunft zu achten. Ich möchte wenigstens glauben, dass entsprechende Regelmässig-

keiten in den Phasendifferenzen nicht bloss bei den Copepoden, sondern auch bei anderen Formen vorkommen. Vielleicht ist hier ein Bild heranzuziehen, welches ich früher vom Aequorea-Ei gegeben habe[1]) (s. Textfigur 4) und das die Uebergangsphase zwischen dem 32- und 64-Zellenstadium darstellt: sämmtliche Blastomeren zeigen hier Dyasterfiguren, aber während bei der Mehrzahl derselben die Tochterplatten bereits an die Spindelpole herangetreten sind, finden sich in einer Gruppe von nebeneinander liegenden Zellen, welch letztere ausserdem durch ihre geringe Grösse auffallen, Phasen vor, welche fast noch als Metakinesen bezeichnet werden können. Ich vermag nun zwar keineswegs zu behaupten, dass hier eine zufällige Unregelmässigkeit oder eine Abnormität ausgeschlossen ist, aber ich führe den Fall deshalb besonders an, weil ich glaube, dass bei derartigen rein holoblastischen Eiern — und das ist ja sicherlich das Medusen-Ei — die ersten Spuren von Differenzirungen, falls diese nicht unvermittelt auftreten, ungefähr das geschilderte Aussehen haben müssen.

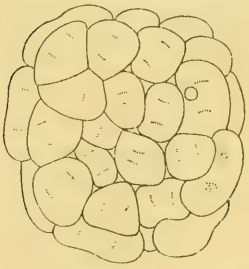


Fig. 4.

Die ganze bei Cyclops beobachtete Folge von Erscheinungen habe ich auf dem beiliegenden Schema (S. 82) nochmals zur Darstellung gebracht.

Es wurde bei der Herstellung desselben die Annahme zu Grunde gelegt, dass nicht nur die ersten Theilungsperioden (s. Anhang), sondern auch die folgenden ungefähr auf den Zeitraum von einer Stunde sich erstrecken. Dies gilt natürlich streng genommen nur für einen kleinen Theil der Ektodermelemente, nämlich für diejenigen, welche in dem weitesten Verwandtschaftsverhältnisse zu den Keimbahnzellen stehen: von diesen Zellen sind einige auf der Tabelle und zwar ganz rechts eingezeichnet. Je näher verwandt die Ektodermelemente mit den Keimbahnzellen sind, um so länger dauert die Theilungsperiode und zwar erfährt die letztere den Beobachtungen zu Folge im Allgemeinen von Generation zu Generation eine stetig wachsende Zunahme.

Aus der Tabelle geht nun vor Allem der Zeitpunkt deutlich

1) Furch. Aequor., tab. 14, Fig. 15.

hervor, in welchem die Trennung der rein entodermalen Elemente von den Keimbahnzellen erfolgt. Diese Trennung geht beim fünften Theilungsschritt vor sich, also drei Theilungsschritte später, als dies beispielsweise bei Ascaris der Fall ist[1]).

Es tritt ferner die Thatsache klar hervor, dass nach der Spaltung der entodermalen und der Keimbahn-Elemente die betreffende Stammzelle (*S*-Zelle) nicht sofort eine Urgenitalzelle darstellt, sondern vorher eine weitere, dem sechsten Theilungsschritt zuzurechnende Theilung (Bildung der *A*- und *B*-Zelle) ausführt, ganz ähnlich wie dies bei Ascaris der Fall ist[2]). Die Bildung der beiden Urgenitalzellen erfolgt also erst beim siebenten Theilungsschritt.

Ein weiterer Umstand, auf welchen ich besonderen Werth legen möchte und der gleichfalls erst in der graphischen Darstellung deutlich in die Augen springt, ist der, dass zwischen demjenigen Theilungsschritt, welcher zur Bildung der *S*-Zelle führt, und der Theilung der *S*-Zelle selber eine längere Pause eintritt, dass aber der Theilung der *S*-Zelle diejenige der primären Urgenitalzelle (*A*-Zelle) verhältnissmässig rasch auf dem Fusse folgt[3]).

Das Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz hat also nur bis zur Bildung der *S*-Zelle selber, also bis zum Beginn der eigentlichen Gewebs-Sonderung Geltung, d. h. nur bis dahin zeigen die Theilungsperioden eine stetig wachsende

1) Hier findet die Spaltung bei der Theilung der Zelle II statt: Die Zelle IIA giebt der Urzelle des Ektoderms (IIA2) den Ursprung, die Zelle IIB gehört der Stammzellen-Reihe an (vergl. zur Strassen, l. c.).

2) Hier theilt sich die Stammzelle IIB in IIB1 und IIB2, d. h. in die neue Stammzelle und in die „Schwanzzelle", und erst durch Theilung der Zelle IIB1, also beim vierten Theilungsschritt, entsteht die Urgenitalzelle (IIB1α) und eine Ursomazelle (IIB1β). So nach zur Strassen. Nach der Darstellung Boveri's (Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzber. Ges. f. Morph. u. Phys. München, V. 8, 1892) würde die Bildung der Urgenitalzelle erst auf Grund des fünften Theilungsschrittes erfolgen. Vgl. hierzu zur Strassen, l. c., p. 31 und p. 95.

3) Während die Ringe A und B etwa auf der Höhe der vier entodermalen Ringe einzuzeichnen waren (vergl. Fig. 27), sind die beiden Ringe Ug auf einem höheren Niveau als die Mehrzahl der entodermalen Ringe unterzubringen (Fig. 30—32). Vergl. auch oben S. 77.

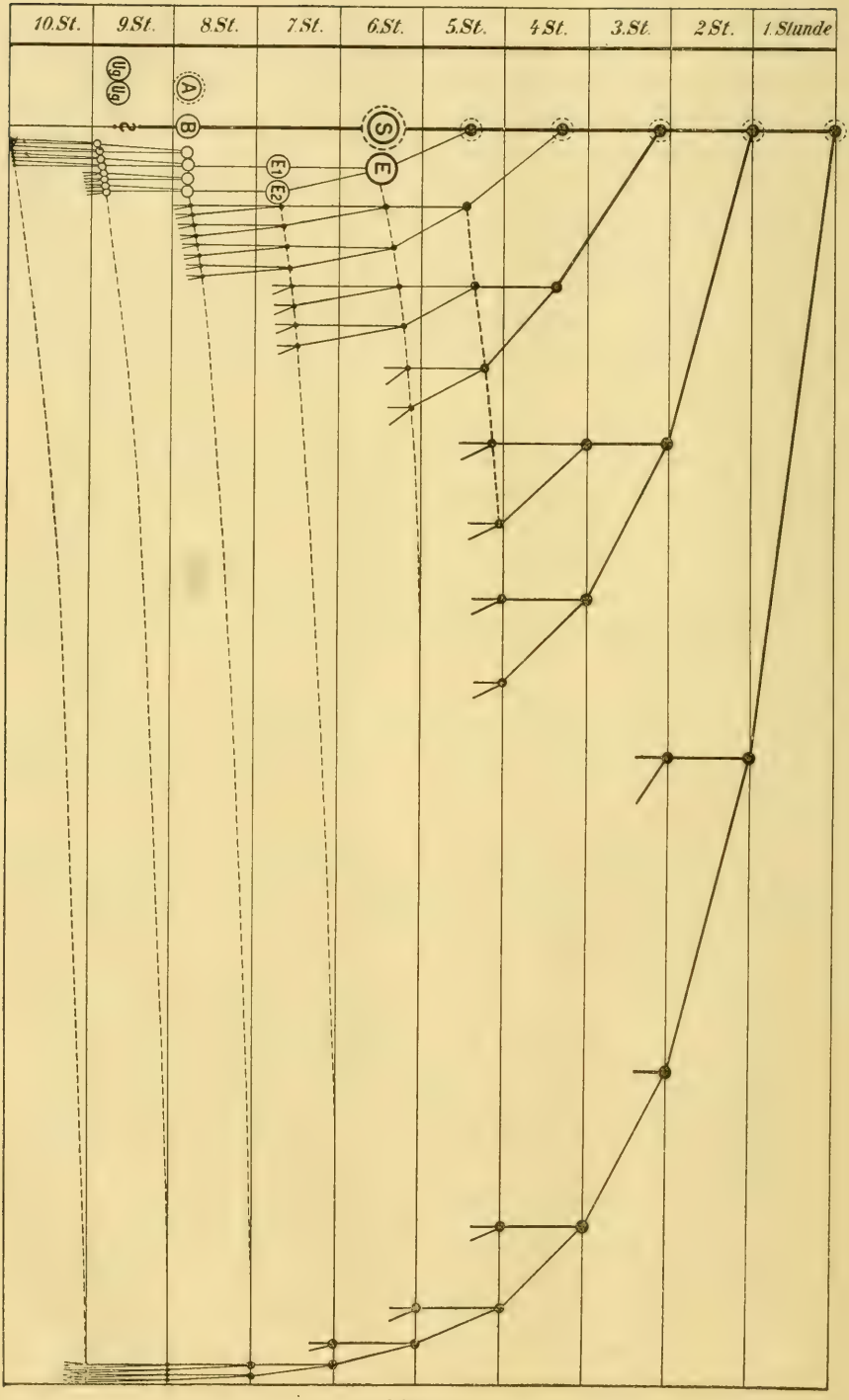


Fig. 5

Zunahme. Von da an tritt eine auffallende Unstetigkeit ein: nach einer längeren Pause folgen sich verhältnissmässig rasch hintereinander zwei Theilungen, und damit kommt die Theilungsthätigkeit der Keimbahnelemente überhaupt für lange Zeit zum vollständigen Abschluss.

Es wurde bereits im beschreibenden Theil darauf hingewiesen, dass in dieser Unstetigkeit eines der Momente liegt, durch welches die Theilung der *S*-Zelle, gewissermaassen als vorbereitender Theilungsakt, in eine engere Beziehung zur Bildung der beiden definitiven Urgenitalzellen gebracht wird. Ich möchte aber an dieser Stelle nicht verfehlen, auf die Aehnlichkeit hinzuweisen, welche die beschriebenen Erscheinungen mit den Eibildungsvorgängen zeigen: das Keimbläschenstadium, die rasch hintereinander folgenden Richtungstheilungen und das Stadium des fertigen, auf die Befruchtung wartenden Eies finden hier eine auffallende Parallele in der Pause zwischen dem fünften und sechsten Theilungsschritt, in den beiden rasch sich folgenden Theilungen der *S*- und *A*-Zelle und in dem Ruhestadium der Urgenitalzellen. Ob diese Aehnlichkeit nur eine rein äussere ist oder ob den „vorbereitenden Theilungen" eine tiefere Bedeutung zukommt, darüber müssen weitere Untersuchungen entscheiden.

Das zweite Hauptergebniss der Arbeit besteht darin, dass in Folge des Auftretens der „Aussenkörnchen" eine augenscheinliche Asymmetrie in den Theilungen der Keimbahnzellen zum Vorschein kommt. Es ist auch hier wohl kaum anzunehmen, dass man es mit einer Eigenthümlichkeit von Cyclops zu thun hat, vielmehr ist zu erwarten, dass auch andere holoblastische und scheinbar total sich furchende Eier wenigstens Spuren dieses Verhältnisses zeigen.

Es würde von Interesse sein, wenn bei einem derjenigen Objekte, welche bisher den Gegenstand der entwicklungsmechanischen Forschung ausgemacht haben, diese Erscheinung wieder aufgefunden werden könnte. Vermuthlich würden in diesem Fall manche auf experimentellem Weg gewonnene Ergebnisse eine neue Beleuchtung erfahren.

Anhang.

Einige Winke für die Untersuchung von Cyclops brevicornis.

Cyclops brevicornis Claus, nach der neueren Nomenclatur fast allgemein wieder als Cyclops viridis Jurine bezeichnet, ist leicht kenntlich an seiner Grösse, an den kurzen, den Cephalothorax-Rand nicht überragenden ersten Antennen und am Bau der rudimentären Füsschen des vierten freien Thorakalsegmentes. „Das ausserordentlich breite Basalglied (*bg*) trägt an der unteren, äusseren Ecke ein langes, befiedertes Haar (*ah*). Am Unterrande, unmittelbar an der inneren Ecke dieses Segmentes, ist das relativ kleine Endglied (*eg*) eingelenkt, das an seinem distalen Ende ein ebenfalls befiedertes Haar (*ih*) und an dem Innenrand einen minutiösen Dorn trägt[1])."

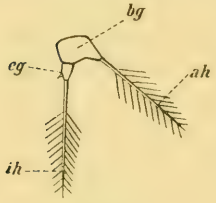


Fig. 4.

Die Grösse dieser Art ist sehr veränderlich, sie schwankt zwischen 3,5 mm und 5,5 mm (Cyclops gigas Claus). Alte Individuen sind gewöhnlich mit einem dichten grünen Algenmantel besetzt.

Die Eisäcke stehen meist unter sehr spitzem Winkel (gewöhnlich unter 20—30°) vom Abdomen ab (im Gegensatz zu den weit abstehenden Eisäcken z. B. von Cyclops tenuicornis Claus). Sehr junge Eier pflegen in durchscheinendem Licht eine kaffeebraune, im auffallenden eine dunkel-blaugrüne Färbung zu zeigen (s. oben S. 40). Diese Färbung wird allmählich heller und verschwindet gewöhnlich im Gastrulstadium. Doch zeigen in einzelnen Fällen die Eisäcke auch noch in diesem Stadium eine dunklere Färbung.

Cyclops brevicornis ist fast das ganze Jahr hindurch zu beschaffen, solange die Tümpel offen sind. Die Zeit der lebhaftesten Fortpflanzungsthätigkeit fällt in hiesiger Gegend in den Monat Mai.

Um die frühesten Stadien (Richtungskörperbildung, Befruchtung) zu erhalten, verfährt man in folgender Weise:

1) O. Schmeil, Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. I. Theil: Cyclopidae. Bibl. Zool., Heft 11, Kassel, 1892, p. 99, Taf. VIII, Fig. 13).

Ist das vorhandene Material ein sehr reichliches, so sucht man die Weibchen mit sehr dunklen Eisäcken heraus. Die Mehrzahl derselben wird die frühesten Stadien zeigen.

Hat man mit dem Material etwas sparsamer umzugehen, so separirt man grosse, eiersacklose Weibchen in einem besonderen Aquarium, am besten in einer weissen Porzellanschale, in welche man einige Spirogyra-Fäden, ein paar Blätter zum Unterschlupf und einen Bodensatz von Pflanzen-Detritus bringt. Am besten erfolgt das Abfischen der Weibchen mittelst eines Uhrgläschens, da man auf diese Weise auch die kleinen Männchen mitbekommt. Da nun bei Cyclops brevicornis die Eiablage zu allen Tages- und Nachtzeiten erfolgt, so wird man, wenn man dies Porzellan-Aquarium täglich mehrere Male revidirt, stets auf eine Anzahl ganz junger Stadien stossen.

Um die einzelnen Furchungsstadien zu erhalten, ist es zweckmässig, Weibchen mit ganz jungen Eisäcken, welche auf die eben erwähnte Weise gewonnen werden, in Uhrschälchen abzusondern und von Zeit zu Zeit mit schwacher Vergrösserung, nach jedesmaliger Absaugung des Wassers und ohne Anwendung eines Deckglases zu untersuchen. Dabei ist zu beachten, dass von der Vereinigung der beiden Geschlechtskerne bis zur Vollendung der ersten Theilung etwas über eine Stunde verläuft und dass die folgenden Theilungsperioden, speciell die zweite, dritte und vierte, je etwas weniger als eine Stunde in Anspruch nehmen, d. h. zwischen der vollendeten zweiten und der vollendeten dritten Theilung verstreicht nicht ganz eine Stunde. Die Dauer der Theilungsperiode nimmt im Verlauf der Furchung eher etwas ab, jedenfalls aber nicht zu[1]).

1) Es ist bemerkenswerth, dass auch bei den Eiern der Meduse Aequorea Forskalea die ersten Theilungsperioden — bis zum 64-Zellenstadium — von annähernd gleicher Dauer sind, d. h. je etwa eine Stunde betragen (Furch. Aeq., p. 246). Im Gegensatz dazu giebt H. E. Ziegler (l. c., p. 404) für Rhabditis nigrovenosa an, dass zwischen der ersten und zweiten Theilung 40—45 Minuten, bis zur dritten 60—65, bis zur vierten und fünften je 60—80 Minuten verstreichen. Hier würde also eine Zunahme der Theilungsperioden stattfinden. Vielleicht hängen diese verschiedenen Ergebnisse mit der Verschiedenheit des Beobachtungs-Verfahrens zusammen. Die Angaben über Cyclops wurden in der oben angegebenen Weise gewonnen, indem die in Uhrschälchen isolirten Weibchen von Zeit zu Zeit mit schwacher

Unter Berücksichtigung dieser Zeiträume kann man jedes beliebige Stadium mit leichter Mühe gewinnen und man kann sich die verschiedenen Uebergangsphasen namentlich dann sehr gut verschaffen, wenn man dem einzelnen Weibchen zunächst nur den einen Eisack wegnimmt und ihm den anderen zunächst belässt, um ihn nach einer viertel oder halben Stunde nachträglich zu konserviren.

Für die Untersuchung der Veränderungen der chromatischen Substanz und der Aussenkörnchen ist als Conservirungsmittel die vom Rath'sche Flüssigkeit (500 cbcm concentrirte wässrige Pikrinsäurelösung, 3 cbcm Essigsäure, 1—2 g Osmiumsäure, 3—5 g Platinchlorid) zu empfehlen. Man lässt die Eisäcke nur kurze Zeit, etwa 10 Minuten, in der Mischung; die so behandelten Objekte lassen sich dann jede Nachbehandlung gefallen. Die schönsten Bilder erhält man stets bei kurzer Hämatoxylin-Färbung mit saurer und ammoniakalischer Nachbehandlung, doch geben auch eine Reihe von Doppelfärbungen (s. oben S. 69) gute Resultate.

Auf den Schnitten ist stets ohne Weiteres zu bestimmen, welches der früheren Stadien man vor sich hat; vom 32-Zellenstadium an jedoch ist es am besten, sich an die Anzahl von Kernen zu halten, welche auf Vollschnitten durch das Ei bei einer Einstellung sichtbar sind. Es steht nämlich diese Zahl in einem ganz bestimmten Verhältniss zur Gesammtzahl der

Vergrösserung (nach Absaugung des Wassers, aber ohne Deckglas) nachgesehen wurden; die Angaben über Aequorea dadurch, dass der ganze Eisatz eines Weibchens, dessen Ablage genau festgestellt worden war, in einem Aquarium mit ganz frischem Seewasser belassen, und der Fortgang der Entwickelung an periodisch entnommenen Proben, unter Behandlung mit Essigkarmin, beobachtet wurde. Ziegler dagegen hat seine Daten durch längere Beobachtung einzelner Eier im Durchströmungs-Compressorium gewonnen. Auf den ersten Blick dürfte nun allerdings diese Methode bedeutend zuverlässiger erscheinen als die beiden von mir angewandten, aber man könnte sich doch fragen, ob die unnatürlichen Verhältnisse, unter denen sich das Ei zu entwickeln hat, trotz der Durchströmung nicht eine künstliche Verlangsamung bewirken. Ziegler bemerkt ja auch selber: „wenn das Ei nicht genug Sauerstoff hat, so verlaufen die Vorgänge viel langsamer."

Blastodermkerne, so dass aus derselben das jeweilige Entwickelungsstadium unzweideutig entnommen werden kann.

Führt man nämlich den Abstand zwischen zwei Kernmittelpunkten a als eine später auszuschaltende Grösse ein, nennt man ferner den Radius des kuglig gedachten Eies (eine Grösse, welche gleichfalls bei der Berechnung ausfällt) r, so erhält man im Stadium mit n (32, 64 . . .) Zellen als Ausdruck für die Eioberfläche O die Doppelgleichung:

$$O = n.a^2 = 4 \; . \; r.^2\pi.$$

Andrerseits besteht, wenn x die Zahl der in einem Vollschnitt getroffenen Kerne ist, die Gleichung:

$$x \; . \; a = 2 \; . \; r \; . \; \pi.$$

Daraus ergiebt sich für x der Werth $\sqrt{\pi \; . \; n}$.

Als Anzahl der im Vollschnitt bei einer Einstellung sichtbaren Kerne wurde

	berechnet:	beobachtet:	
im Stadium (XXXII)	10	8—9	(z. B. Fig. 21).
„ (LXIV)	14	12—13	(z. B. Fig. 24).
„ (CXXVIII)	20	18—20	(z. B. Fig. 26 a).
„ (CCLVI)	28	26—28	(z. B. Fig. 31).

Jedenfalls ist auf den das Ei-Centrum enthaltenden Schnitten jedes Eisacks die Anzahl der getroffenen Kerne eine fast konstante, nur innerhalb engster Grenzen schwankende Grösse, und demgemäss kann mit Hülfe der obigen Tabelle das jeweilige Stadium jederzeit genau angegeben werden.

Freiburg im Breisgau, den 15. Sept. 1896.

Nachtrag[1]).

Im Anschluss an die vorstehenden Mittheilungen möchte ich kurz auf die schönen Untersuchungen über die frühe Entwickelung des Räderthiers Asplanchna Herrickii, welche Herbert S. Jennings[2]) soeben veröffentlicht hat, hinweisen und

1) Eingereicht am 13. Dez. 1896.

2) H. S. Jennings, The early development of Asplanchna Herrickii de Guerne. Bull. Mus. Comp. Zoöl. (Harv. Coll.), V. 30, 1896

einige Punkte hervorheben, in welchen nähere Beziehungen zwischen den beiderseitigen Ergebnissen zu Tage zu treten scheinen:

1. Die Differenzirungsvorgänge bei Cyclops haben mich zu der Annahme geführt, dass bei den die Bildung der „Entodermzelle" einleitenden Theilungsprocessen ungleichwerthige Theilungscentren auftreten.

Jennings hat gefunden, dass in der zur Entodermanlage führenden Zellfolge während der ersten, zweiten und dritten Furchung jeweils derjenige Aster grösser ist, welcher in die zur entodermalen Bahn gehörende Tochterzelle übergeht (Fig. 3, 6, 9).

2. In der Ascendenz der „Entodermzelle" von Cyclops treten in den successiven Theilungsstufen jeweils im Umkreis der einen Sphäre Körnchenanhäufungen auf, denen ich vorläufig eine nucleoläre Herkunft zuschreiben möchte.

Jennings fand, dass im Acht-Zellenstadium zu Beginn des vierten Furchungsprocesses in der zur entodermalen Bahn gehörenden grossen Zelle $d^{4.1}$ „a slight concentration of the yolk granules in the ventral part of the cell" wahrnehmbar ist (Fig. 16), dass sich diese Körnchenwolke (granular cloud) innerhalb der grösseren ventralen Tochterzelle von $d^{4.1}$ ($d^{5.1}$) während der Bildung der beiden Zwerg-Schwesterzellen gegen das Eicentrum hin verschiebt (Fig. 38, 48—52, 64)[1]), und dass sie endlich bei der folgenden, der siebenten Furchungsperiode angehörigen Theilung in die kleine dorsale Tochterzelle $d^{8.2}$ gelangt (Fig. 65).

3. Im Hinblick auf die zeitlichen Verschiedenheiten der einzelnen Theilungsperioden im Cyclops-Ei bin ich zu dem Schluss geführt worden, dass der Bildung der Urgenitalzelle eine „vorbereitende Theilung" vorangeht.

Jennings hat bei drei Theilungsprocessen, die sich in den entodermalen Elementen $d^{5.1}$, $d^{6.1}$ und $d^{8.2}$ abspielen, eine derartige Ungleichheit der Theilungsprodukte beobachtet, dass man geradezu von der Bildung intraembryonaler Polkörper sprechen könnte (Fig. 35, 38, 49, 80)[2]).

---

1) Zu einem Vergleich mit den Bildern bei Cyclops wird man namentlich durch die Fig. 64 geführt, welche im Umkreis des einen Asters der Theilungsfigur eine dichte Ansammlung dunkler Körnchen zeigt.

2) Vergl. Jennings, p. 54: „the entire process being compa-

Im Hinblick auf die von Zelinka[1]) angegebene entodermale Herkunft der Keimdotterstöcke der Räderthiere (speciell von Callidina) würde die weitere Ausführung dieser überraschenden Analogien nahe liegen, ich begnüge mich aber in diesem Nachtrag mit der einfachen Aufzählung der Aehnlichkeiten. Weitere Untersuchungen werden lehren, ob dieselben mehr als äusserliche sind, und, falls dies zutrifft, ob die von Jennings oder die von mir gegebenen Deutungen der einzelnen Befunde den Thatsachen besser entsprechen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV und V.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

Kz = Körnchenzelle.
Rk = Richtungskörper.
E = Ur-Entodermzelle (blau).
*E*1,*E*2 = Abkömmlinge der *E*-Zelle (blau).
S = Stammzelle der Genitalzellen (roth).
A = primäre Urgenitalzelle (roth)

Sämmtliche Figuren, ausser Fig. 3 und 35, sind nach Seib., Imm. 2 mm, Oc. 2 mittelst Camera gezeichnet und stellen (ausser dem kombinirten Bild Fig. 6) Abbildungen je eines Schnittes, bezw. (Fig. 20, 22, 25, 33 a) Anschnittes dar. Alle Figuren, ausser der letzten, beziehen sich auf Cyclops brevicornis Claus (viridis Jurine).

Fig. 1. *I.* Copulation. Die Aussenkörnchen fehlen noch, dagegen sind in den Kernen noch einige grössere Nucleolen vorhanden, welche in dem oberen Kern eine einseitige Lagerung in der Nähe der einen Sphäre zeigen.

Fig. 2. *I—II.* Uebergang vom Spirem zum Aster. Erstes Auftreten der Aussenkörnchen neben der einen Sphäre. Nucleolen fehlen.

Fig. 3. *I—II.* (Seib., 4 mm, Oc. 2, Cam.). Drei innerhalb einer Ei-Kolonne hintereinander gelegene Eier. Die Körnchen befinden sich auf verschiedenen Seiten der Spindeln.

---

rable in external features to the successive formation of two polar cells at a given spot on the surface of the egg."

1) C. Zelinka, Studien über Räderthiere. III. Zur Entwickelungsgeschichte der Räderthiere nebst Bemerkungen über ihre Anatomie und Biologie. Zeitschr. f. wiss. Zool., V. 53, 1891, p. 405.

Fig. 4. *II—IV.* Theilung der Sphären. In der linken Zelle sind noch einige grössere Aussenbrocken vorhanden.

Fig. 5. *II—IV.* Umordnung der Doppelkerne. In der ganzen Aussenschicht des Eies befinden sich Pigmentkörnchen (vergl. S. 40).

Fig. 6. *II—IV* (kombinirt aus zwei Schnitten). Alle vier Sonderungs-Zeichen sind wahrzunehmen: Heterotypie (Metakinese), Doppelkernigkeit (Aster), Auftreten der Phasendifferenz und der Aussenkörnchen, ausserdem eine vorübergehende Drehung der Blastomeren gegeneinander.

Fig. 7. *II—IV.* Bildung der Tochter-Doppelkerne mit geringer Phasendifferenz. Tetraëder-Stellung der Blastomeren.

Fig. 8. *IV—VIII.* Erstes Auftreten der Aussenkörnchen.

Fig. 9 a und 9 b. *IV—VIII* (zwei aufeinanderfolgende Schnitte). Wiederherstellung der Quadrantenstellung. Phasendifferenz der Kerne. Aussenkörnchen fehlen noch, aber in dem einen Spirem (Fig. 9 a) befinden sich noch drei grosse, einseitig gelagerte Nucleolen.

Fig. 10. *IV—VIII.* Vollkommene Wiederherstellung der Quadranten-Stellung, die Körnchenzelle hat die drei übrigen Zellen bezüglich der Kern-Phase vorübergehend eingeholt.

Fig. 11. *IV—VIII.* Erneuter Uebergang zur Tetraëderstellung. Geringe Phasendifferenz des Kerns der Körnchenzelle.

Fig. 12. *VIII.* In der der Körnchenzelle benachbarten Zelle befinden sich neben dem Kern gleichfalls einige Körnchen (einziger in dieser Hinsicht beobachteter Fall).

Fig. 13. *VIII—XVI.* Gleichzeitigkeit der Asterphasen.

Fig. 14. *VIII—XVI.* Heterotypische Tonnenfiguren mit äquatorialer Verklebung der Schleifen.

Fig. 15. *VIII—XVI.* In der einen Tochtergruppe eines Dispirems (*dsp*) haben sich die 12 Schleifen zu sechs Chromatinkörpern paarweise verbunden.

Fig. 16. *XVI.* Erstes Blastulastadium. Peripherische Lagerung der Kerne, Einziehungen an der Eioberfläche.

Fig. 17. *XVI—XXXII.* Auftreten der Aussenkörnchen im Spiremstadium. Die körnchenfreien Zellen befinden sich im Asterstadium. Deutliche Zwölfzahl der Schleifen in der Nachbarzelle (*nz*) der Körnchenzelle.

Fig. 18. *XVI—XXXII.* Grössere Phasendifferenzen. Deutliche Zwölfzahl der Schleifen in der Nachbarzelle (*nz*) der Körnchenzelle.

Fig. 19. *XVI—XXXII.* Zunehmende Phasendifferenz bei einem Umgang im Sinne des Urzeigers (Doppelkerne, Dispirem, Dyaster, Metakinese).

Fig. 20. *XVI—XXXII* (Oberflächenbild).

Fig. 21. *XXXII.* Ausscheidung einer körnig gerinnenden Substanz in die Furchungshöhle.

Fig. 22. *XXXII—(LX, E, S)* (Oberflächenbild). Ablauf des sechsten Theilungsschrittes.

Fig. 23. (*LX, E, S*)—(*LX, 2E, S*). Erste (zum sechsten Theilungsschritt gehörende) Theilung der Ur-Entodermzelle: Die Richtung der Spindel steht senkrecht zur Verbindungslinie der Mittelpunkte der blauen und rothen Kerne (senkrecht zur Zeichnungsebene).

Fig. 24. (*LX, 2E, S*)—(*CXX, 2E, S*). Beginn des siebenten Theilungsschrittes an der Dorsalseite des Embryos. Fortschreitende Phasendifferenz bei einem Umgang im Sinne des Uhrzeigers.

Fig. 25. (*CXX, 2E, S*)—(*CXX, 4E, S*). Die beiden secundären Ektodermzellen, von den Kernen der vier Nachbarzellen (*sen*) dicht umlagert, beginnen in die zum siebenten Theilungsschritt gehörende Theilung einzutreten. Die *S*-Zelle ist theilweise von den beiden blauen Zellen verdeckt.

Fig. 26 a und 26 b. (*CXX, 2E, S*)—(*CXX, 4E, S*). Zwei neben einander gelegene Schnitte. Theilung der secundären Entodermzellen.

Fig. 27. (*CXX, 4E, S*)—(*CXX, 4E, B, A*). Schräger Schnitt (nur eine der vier in Bildung begriffenen tertiären Entodermzellen ist getroffen). „Vorbereitende" Theilung der Stammzelle, zum sechsten Theilungsschritt gehörend. Auftreten der Aussenkörnchen im ganzen Umkreis der Theilungsfigur.

Fig. 28. (*CXXV, A*)—(*CCL, A*). Beginn der Gastrulation, eine aus Elementen verschiedener Abkunft bestehende Entodermplatte, deren Zellen eine prismatische Form angenommen haben, setzt sich scharf gegen das in Theilung (achter Theilungsschritt) befindliche Ektoderm ab.

Fig. 29. (*CXXV, A*)—(*CCL, A*). Die Theilungen des achten Schrittes sind an der Dorsalseite abgelaufen und beschränken sich auf den Ektodermrand.

Fig. 30. (*CXXV, A*)—(*CCL, A*). Die Zellen der Entodermplatte beginnen nun gleichfalls in den achten Theilungsschritt einzutreten. Die Theilung der primären Urgenitalzelle (*A*-Zelle) nimmt unter Körnchen-Bildung ihren Anfang.

Fig. 31. (*CXXV, A*)—(*CCL, 2 Ug*). Theilungen in der Entodermplatte. Tonnenfigur in der *A*-Zelle mit Körnchen-Bildung.

Fig. 32. Letzte, zum achten Theilungsschritt gehörende Theilungen in der Entodermplatte.

Fig. 33 a. (Oberflächenbild) und 33 b (Schnitt). Beginn der Gastrulation, Einsenkung der centralen Abschnitte der Entodermplatte. Beginn des neunten Theilungsschrittes an der Dorsalseite. Doppelkerne in den definitiven Urgenitalzellen.

Fig. 34. Bechergastrula. Die Theilungen des neunten Schrittes sind an Blastoporus angelangt.

Fig. 35. Pathologische Chromatinabspaltung im Ei des tümpelbewohnenden Cyclops strenuus (vergl. Gen. und embr. Mit., Arch. f. mikr. Anat., V. 43, 1894).

Ueber eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren.

Von

Prof. **J. Aug. Hammar,**
Upsala.

Hierzu Tafel VI.

In einem vorjährigen Aufsatze[1]) habe ich hervorgehoben, dass sich zwischen den Furchungszellen des Echinodermeneies ohne Zweifel ein primärer Zusammenhang findet. Diese interessante Thatsache forderte unbedingt dazu auf, die Eier anderer Thiergruppen auf das eventuelle Vorkommen ähnlicher Verhältnisse zu untersuchen.

Eine solche Untersuchung habe ich diesen Sommer auf der zoologischen Meeresstation Kristineberg ausgeführt, und dabei habe ich eine ähnliche protoplasmatische Verbindung zwischen den Furchungszellen der Eier verschiedener Evertebratentypen gefunden. Auch bei dem Vertebrateneie habe ich eine solche Verbindung wenigstens als sehr wahrscheinlich nachzuweisen vermocht.

Dass ich dieses Resultat habe erreichen können, verdanke ich vor allem der freundlichen Unterstützung, die mir bei der Beschaffung geeigneten Untersuchungsmaterials seitens der auf der Station arbeitenden Zoologen zu Theil geworden ist. Namentlich bin ich in dieser Hinsicht wie in so vielen anderen dem Direktor der Station, meinem geehrten Freunde Prof. Hj. Théel zu grossem Dank verpflichtet.

Die Untersuchungsmethode ist im Wesentlichen dieselbe gewesen, die ich für die Echinideneier herausgeprüft habe. Die Eier wurden in koncentrirtem, mit Sublimat gesättigtem

1) Ueber einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies. Dies Archiv Bd. 47, 1896.

Meerwasser fixirt, nach successiver Behandlung mit Spiritus steigender Koncentration und Chloroform in Paraffin eingeschmolzen; die Schnitte wurden mit 50% igem Spiritus an das Deckgläschen angeklebt und mittelst der Heidenhain'schen Eisenalaun-Hämatoxylinmethode gefärbt. Die Färbung lässt sich meistens am besten als progressive — d. h. ohne Entfärbung — anwenden; die Färbelösung muss deswegen ziemlich stark verdünnt werden (einige Tropfen einer $^1/_2$% igen wässrigen Lösung zu einem Uhrgläschen Wasser). Bei einigen Eiarten (z. B. den Eiern von Clavelina) trägt eine mässige Entfärbung (durch Eisenalaun) dazu bei, die Bilder zu verdeutlichen, indem sich bei einer solchen in erster Hand die Dotterkörnchen entfärben, wodurch die Protoplasmafasern um so deutlicher hervortreten. Indessen scheint dies, wie schon angedeutet worden ist, nicht regelmässig, sondern nur in gewissen Ausnahmefällen einzutreffen.

Durch die angegebene Fixirungsflüssigkeit werden die Furchungszellen bei der Fixirung zur Schrumpfung gebracht. Wenn die Koncentration des mit Sublimat gesättigten Meerwassers und die Dauer seiner Einwirkung gut abgepasst sind, kann man es also erreichen, dass die Zellen da, wo sie einander nur anliegen, sich von einander entfernen, wobei eventuelle intercellulare Verbindungen bestehen bleiben können und in den vergrösserten intercellularen Spalten mit Deutlichkeit hervortreten.

Diese Verbindung zwischen den Furchungszellen ist indessen bei allen von mir genauer untersuchten Eiern wie beim Echinidenei durch eine ganz dünne, oberflächliche Protoplasmaschicht vermittelt, die, wenn durch die Fixirungsflüssigkeit eine zu grosse Schrumpfung hervorgerufen wird, zerreisst, so dass die Zellen ganz isolirt hervortreten. Ist die Retraction der Zellen wiederum zu gering, so weichen sie nur unvollständig von einander, so dass man auch dann keine richtige Vorstellung von den bestehenden Verhältnissen bekommt.

Weder betreffs der Koncentration des mit Sublimat gesättigten Meerwassers, noch betreffs der Dauer seiner Einwirkung lässt sich eine für alle Verhältnisse geltende Angabe machen. Man kann nur im Allgemeinen sagen, dass die Koncentration des Meerwassers um so schwächer sein muss, je reicher die Zellen an Protoplasma sind, und um so stärker, je kleiner und ärmer an Protoplasma sie sich zeigen. Hieraus geht

hervor, dass nicht nur für jede Art von Eiern, sondern auch für beinahe jede Furchungsstufe die passenden Verhältnisse herausprobirt werden müssen, indem mit steigender Theilung des Eimateriales auch der Salzgehalt der Fixirungsflüssigkeit zu steigern ist. Für Eier mit sehr inäqualer Furchung kann es sogar schwierig sein, eine für alle Furchungszellen abgepasste Koncentration zu finden.

In jedem Falle muss man also die geeignete Lösung herausprobiren; meistens habe ich das Meerwasser bis auf sein halbes Volumen eingedampft und es mit Sublimat gesättigt. Diese Lösung habe ich theils unvermischt, theils mit Zusatz von einem gleichen Theil mit Sublimat gesättigten (nicht koncentrirten) Meerwassers, theils nach Hinzufügung einiger Tropfen einer 10% NaCl-lösung (zu einem Uhrgläschen) bei $^1/_4$—$^1/_2$ stündiger Einwirkung zur Fixirung angewendet. In einer solchen Versuchsreihe erhält man meistens das gewünschte Resultat. Nicht selten muss jedoch eine neue, sich auf die erst gewonnenen Erfahrungen basirende Versuchsreihe angeordnet werden.

Eine weitere Bedingung für das Gelingen der Fixirung ist, dass die Eier nicht in einem Medium (Gallerte, Membrane o. dgl.) eingeschlossen sind, dessen Schrumpfungsfähigkeit grösser als die des Eies ist. Wo dies der Fall ist, muss das Ei vor der Fixirung freigemacht werden, weil sonst seine Furchungszellen gegen einander gepresst werden und die beabsichtigte Erweiterung seiner intercellularen Spalten ausbleibt.

Die untersuchten Eier stammten von:

Coelenteraten: Cyanea capillata, Aurelia aurita, Actinoloba dianthus;

Würmern: Pomatoceros triqueter, Prosthecereaeus vittatus, Malacobdella grossa;

Mollusken: Aeolis papillosa;

Tunicaten: Clavelina lepadiformis, Ciona intestinalis;

Arthropoden: Scapholeberis mucronata;

Vertebraten: Lepus cuniculus.

Von diesen Thierkreisen lieferten die Eier der vier erstgenannten in der fraglichen Beziehung ganz übereinstimmende Ergebnisse.

Am frischen Eie sah ich hier nirgends eine wie beim Echinodermenei, sowohl nach innen, wie nach aussen scharf be-

grenzte, relativ dicke Ectoplasmaschichte. Seine Oberfläche ermangelt zwar regelmässig der Dotterkörnchen und tritt im optischen Durchschnitte als ein hyaliner Randsaum hervor; dieser Saum ist aber ganz schmal und entbehrt jeglicher scharfer Begrenzung gegen den körnigen Dotter. Er schmiegt sich in allen Phasen der Eifurchung der Zellenoberfläche dicht an, ohne, wie beim Echinodermenei, sich frei über den Trennungswinkel zwischen zwei benachbarten Furchungszellen hinüberzuspannen.

An den gehörig fixirten und gefärbten Eiern der genannten Thiere tritt keine Alveolarschicht, wie beim Echinodermenei hervor. Der betreffende Saum tritt unter solchen Verhältnissen als eine einfache, sehr feine, an dünnen Schnitten punktirte Grenzlinie — eine C r u s t a, O r a l i m i t a n s oder ein Grenzsaum des Spongioplasmas hervor (gzs. auf der Tafel).

Bei den gefurchten Eiern findet man jede Furchungszelle von einem ähnlichen Grenzsaume umgeben, welcher am lebenden Materiale als eine helle, am fixirten und gefärbten als eine farbige Contourlinie hervortritt. Wo die Furchungszellen einander flach anliegen, markiren sich die gegeneinander gedrückten Theile der Grenzsäume als Grenzlinien der Zellen. Jedwede Kittsubstanz fehlt.

Wenn die oben angegebene Behandlungsmethode erfolgreich durchgeführt ist, sind die gegen einander gekehrten Flächen benachbarter Furchungszellen durch Spalten getrennt.

Man findet also an Schnitten der zweizelligen Stufe (Fig. 1, 7, 11—13, 17) eine mehr oder weniger breite Spalte, die entweder gleich breit, oder, noch öfter, von biconvexer Gestalt ist. In letzterem Falle sind die gegen einander gekehrten Flächen der halbkugeligen Zellen nicht plan, sondern durch die Schrumpfung ausgehöhlt. An den Rändern, wo die plane, bez. die ausgehöhlte Zellenoberfläche mit der convexen äusseren Oberfläche zusammenstösst, findet man die Zellen mit einander verbunden. An den Schnitten sieht man demgemäss die gegenüberliegenden „Ecken“ der zwei Zellen entweder einander unmittelbar adhäriren, oder es zieht sich — was ein mehr überzeugendes Bild gewährt — der ausgedehnte Grenzsaum eine kurze Strecke frei zwischen den Zellen als eine die „Ecken“ der Zellen verbindende, feine punktirte Linie hin (gzs.)

Bei der vierzelligen Stufe (Fig. 2, 14 18, 21) begegnet

man einem entsprechenden Bilde; das Ei wird hier von einer Kreuzspalte durchzogen, welche durch einen entsprechenden, vom Grenzsaum (gzs) bewirkten Zusammenhang zwischen den Furchungszellen abgeschlossen ist.

Bei späteren Entwicklungsstufen sieht man gleichfalls radiäre Spalten unter mehr oder weniger keilförmiger Verjüngung von der Furchungshöhle zwischen die Zellen der Blastula eindringen. Der intercellulare Zusammenhang wird im Schnittbilde noch immer durch die sich von Zelle zu Zelle erstreckende Linie des Grenzsaumes vermittelt, aber auch nur stets von dieser (Fig. 3, 5, 9, 15, 19).

Solche Bilder bekommt man noch im späteren Blastulastadium, wenn die Zellen schon eine epitheliale Anordnung haben, zu sehen (Fig. 4, 6). Ein bemerkenswerthes Bild gewähren diese Zellen oft da, wo sie sich in mitotischer Theilung befinden. Sie haben eine rundliche Gestalt angenommen, sind dabei verkürzt und gleichsam zwischen die äusseren Enden der benachbarten Cylinderzellen hineingeschoben (Fig. 6). Es ist einleuchtend, dass diese oberflächliche Verschiebung der Zelle, wenn dieselbe sich bei Beginn der Theilung abrundet, davon herrührt, dass sie hier durch den Grenzsaum fixirt ist [1]).

Während der sodann folgenden Umbildung der Blastula ist es mir nicht gelungen, überall ganz einheitliche Verhältnisse zu konstatiren. Einen oberflächlichen Zusammenhang der Ectodermzellen habe ich überall nachweisen können; bei den Eiern von Pomatoceros (Fig. 10), Aeolis (Fig. 16), Clavelina (Fig. 20) und Ciona habe ich einen entsprechenden Zusammenhang an den dem Urdarme zugekehrten Flächen der Entodermzellen gefunden. Was dagegen die Planulae von Cyanea und Aurelia anbetrifft, so muss ich die Frage von dem Zusammenhange der Entodermzellen offen lassen, da hier eine passende Retraction der Zellen nicht zu erreichen war. Da die Entodermbildung hier durch Immigration einzelner Zellen zu Stande kommt und da derartige, wie es scheint, völlig isolirte Zellen sich beim Beginn der Planulabildung in der Furchungshöhle nachweisen lassen, so ist es nicht

1) Derartige Bilder bekommt man ja sehr oft auch bei der Zelltheilung in einfachem Cylinderepithelium Erwachsener. Sie scheinen auch hier durch einen ähnlichen oberflächlichen Zusammenhang der Zellen bedingt zu sein.

unwahrscheinlich, dass hier abweichende Verhältnisse vorliegen.

Weiter als zu der Gastrula-, bez. der Planulastufe habe ich die Entwicklung nicht systematisch verfolgt. Jedoch findet man bei mehreren der fraglichen Eier auch in späteren Larvenstadien ohne Schwierigkeit dieselben Verhältnisse im Ectoderm wieder. Im Entoderm solcher Larven habe ich im allgemeinen weniger deutliche Bilder bekommen.

Die hier beschriebene protoplasmatische Verbindung zwischen den Furchungszellen tritt im Allgemeinen mit grösster Deutlichkeit in den Ruhepausen zwischen den Zelltheilungen, wo die Zellen einander mit abgeflachten Oberflächen anliegen, hervor. Die eben beschriebenen Bilder entsprechen auch vorzugsweise solchen Ruhelagen. Wenn die Furchungszellen sich bei der Theilung abrunden und sie sich später einschnüren, wird der Grenzsaum in die intercellularen Furchen hineingezogen; es ist dann oft recht schwierig, ein solches Auseinanderweichen der Zellen hervorzurufen, dass man ihren Zusammenhang sehen kann. Auch dies ist mir indessen in vielen Fällen gelungen, und ich sehe es daher als ausgemacht an, dass der intercellulare Zusammenhang auch während der Theilungsperiode bestehen bleibt (vergl. Fig. 6, 7, 12).

Die beim Arthropodenei und beim Säugethierei gemachten Befunde beanspruchen, jeder für sich, eine besondere Erörterung.

Bei der superficiellen Furchung des Süsswasser-Cladoceers Scapholeberis mucronata O. Müll. findet man, wenn die intercellularen Spalten in der Ausbildung begriffen sind, dicht unter dem Chorion einen oberflächlichen, ganz dünnen Grenzsaum, welcher die oberflächlichen Enden der Zellen mit einander verbindet, während die Zellen centralwärts noch mit der ungefurchten Dottermasse in Kontinuität stehen (Fig. 22). Bei späteren Stufen sind diese oberflächlichen Zellen centralwärts ganz frei; doch ist ihre oberflächliche Verbindung noch immer vorhanden (Fig. 23). Zwischen den inneren, durch Furchung der centralen Dottermasse entstandenen Zellen dagegen habe ich keinen Zusammenhang nachweisen können. Auch bei vorgeschrittenen Larvenstufen lässt sich der oberflächliche Zusammenhang der Ectodermzellen ohne Schwierigkeit nachweisen.

In Betreff des Kaninchen eies ist es mir bisher nicht

gelungen bei meinem hier ziemlich spärlichen Untersuchungsmateriale die für die früheren Entwicklungsstufen geeignete Koncentration der Fixirungsflüssigkeit ausfindig zu machen. Wenn die Blastodermblase ausgebildet ist, lässt sich dagegen schon mit einer gesättigten Sublimatlösung in Aqua destillata eine Protoplasmakontinuität nachweisen.

Die cylindrischen Ectodermzellen des Embryonalschildes (Fig. 24 *ect*) zeigen sich somit dicht unter der Zona pellucida durch einen Grenzsaum verbunden, während die Seitenflächen der Zellen durch Spalten getrennt sind. Oftmals sieht man hier auch die tiefen Zellenenden durch eine kontinuirliche grenzsaumähnliche Linie vereinigt, wodurch das Epithelium das Aussehen eines „Leiterepitheliums" gewinnt (rechts in der Fig.). Es fragt sich indessen, inwiefern dies Bild einen wirklichen Zusammenhang andeutet; wenigstens findet man andere Bilder (links in der Fig.), wo diese basale Linie Unterbrechungen zeigt, so dass sie als eine jeder Zelle angehörige „Fussscheibe" hervortritt. Gegen das Vorhandensein eines wirklichen, basalen Zusammenhanges dieser Zellen lässt sich gleichfalls anführen, dass die Zellen auch hier, wenn sie sich bei der Theilung abrunden und somit kürzer werden, nach der Oberfläche rücken, was darauf hinzudeuten scheint, dass auch hier die Zellenverschiebung gegen dieses Punctum fixum hin unbehindert zu Stande kommen kann.

Die dem Embryonalschild entsprechenden Entodermzellen (Fig. 24) zeigen eine schiefstehende Spindelform. Das oberflächliche Ende der Zelle ist frei und verlängert sich nicht selten in einen flächenparallel zwischen die Keimblätter eindringenden, fadenförmigen Ausläufer. Die tiefen Zellenenden wiederum sind durch einen deutlichen Grenzsaum verbunden.

Die flachen Zellen des übrigen Theiles der Blasenwand (Fig. 25) lassen sich am besten im Flächenbild untersuchen. Man sieht dann die Protoplasmafasern ohne Unterbrechung von der einen Zelle zur anderen hinübergehen. Die Faserung ist in der Umgebung jedes Kernes etwas dichter — die Protoplasmaschicht ist ja hier etwas dicker; gegen die Mitte zwischen zwei benachbarten Kernen lichtet sie sich. Scharfe Zellengrenzen sind nicht zu sehen[1]).

1) Bekanntlich haben v. Beneden u. A. durch Silberimprägnation solche Grenzen darstellen können. Diese Silberbilder lassen

Wenn auch der primäre Charakter dieser Zellenverbindungen noch nicht nachgewiesen ist, so lässt es sich doch mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass auch bei den Furchungsstufen des Säugethiereies Verhältnisse obwalten, die mit denjenigen der oben beschriebenen holoblastischen Evertebratenеier im Ganzen konform sind.

Auch was das Hühnchen- und das Rochenei anbetrifft, habe ich Bilder gesehen, die ebenfalls auf eine hier bestehende Protoplasmakontinuität hindeuten. Hier — sowie wahrscheinlich überall, wo die Furchung zur Entstehung einer Blastula mit mehrgeschichteter Wand führt — scheinen sich jedoch die Verhältnisse komplicirter zu gestalten als oben beschrieben ist. Die genauere Erforschung derselben muss ich einstweilen ausstehen lassen.

Die oben angeführten Befunde nebst den früher bei den Echinodermen gemachten Erfahrungen lassen die Annahme zu, dass bei der normalen Eifurchung im Allgemeinen ein protoplasmatischer Zusammenhang zwischen den Furchungszellen bestehen bleibt.

Schon die erste Theilungsfurche durchschneidet das Ei somit nicht. Sie respektirt immer den Grenzsaum, und die die zwei ersten Blastomeren trennende Spalte entsteht offenbar nach innen von dem Grenzsaum — intraprotoplasmatisch. Diese Spalte, die ja bei eng anliegenden Zellen eigentlich nur virtuell vorhanden ist, kann als die erste Anlage der Furchungshöhle aufgefasst werden. Bei jeder neuen Theilung bleibt der ursprüngliche Grenzsaum des Eies ungetrennt, so dass das Ei auch dann, wenn die Zellen im späteren Blastulastadium eine epitheliale Anordnung angenommen haben — wenigstens bei gewissen Objekten auch später, während der Keimblätterbildung — noch als eine einheitliche Protoplasmamasse mit einer gleichfalls einheitlichen intraprotoplasmatischen Höhle bezeichnet werden darf.

Dass diese Verhältnisse geeignet sind, viele der Entwicklungsvorgänge in mehrfachen Beziehungen zu beleuchten und

---

sich jedoch gegen das Vorhandensein einer Protoplasmakontinuität nicht verwerthen, da derartige Grenzlinien sich auch in anderen Epithelien (wie z. B. im Cornealepithel, in den Endothelien) hervorrufen lassen, wo ein protoplasmatischer Zusammenhang mit Sicherheit existirt.

unsere Auffassung derselben nicht wenig zu modificiren, liegt auf der Hand. Einige Andeutungen dürften hier genügen.

Nicht nur dass viele Entwicklungsprozesse, wie z. B. die Delamination, die Immigration, die Mesenchymbildung u. s. w. von dem hier gegebenen Gesichtspunkte aus eine erneute Prüfung zu erfordern scheinen; auch unser jetziger Keimblattbegriff und unsere jetzige Homologisirung der Keimblätter verschiedener Thiergattungen dürften von den hier beschriebenen Thatsachen nicht ganz unbeeinflusst bleiben.

In mechanischer Hinsicht muss dieser oberflächliche Zusammenhang zwischen den Furchungszellen bei den gegenseitigen Gleitbewegungen und Formenveränderungen der Zellen einen wichtigen, bisher aber übersehenen Faktor bilden. Schon die wohlbekannte Erscheinung, dass die Furchungszellen, beim Nachlassen des während der mitotischen Theilung erhöhten intracellularen Turgors, sich mehr oder weniger nach dem Principe der kleinsten Fächen flach anlegen, findet in dem oberflächlichen Zusammenhang der Zellen ihre natürliche Erklärung. Ueberhaupt dürfte man nicht irren, wenn man annimmt, dass diese an der Eioberfläche herrschende Spannung, welche die Verschiebungen der Blastomeren vielfach beeinflusst, durch dieses Strukturverhältniss bedingt ist [1]).

Durch dasselbe wird die Blastulabildung, um das Gesagte durch ein Beispiel zu beleuchten, uns erst recht verständlich, indem die Vermehrung der an die Oberfläche gebundenen Zellen als das primäre, die Hohlraumbildung bewirkende Moment hervortritt.

Der fragliche Zusammenhang darf indessen nicht nur als ein mechanisches Moment bei der Entwickelung des Organismus aus dem Ei angesehen werden: er ist durch eine Kontinuität des Zellen p r o t o p l a s m a s bedingt und somit auch als ein Faktor von mehr v i t a l e r Bedeutung zu beurtheilen.

1) Sowohl bei früheren, wie vorgeschritteneren Entwicklungsstufen kommen bekanntlich Zellenverschiebungen vor, die nicht durch die Oberflächenspannung zu erklären sind. Hier kommen offenbar andere Momente zur Geltung, so wahrscheinlich u. A. der von R o u x nachgewiesene „Cytotropismus“. Am klarsten tritt dies wohl dort hervor, wo die Zellen durch Eigenbewegungen aus der Zellenverbindung austreten, bezw. vorher freie Zellen in die Zellenreihe sich einschieben.

Es besteht in der modernen entwicklungsmechanischen Richtung der Embryologie eine gewisse Neigung sich mit blossen Begriffen zu bewegen. Man rechnet solchergestalt mit einer „Oberflächenspannung", mit gegenseitigen „Beziehungen" der Blastomeren u. s. f.

Beide Begriffe dürften durch die hier gemachten Beobachtungen einen etwas mehr handgreiflichen Inhalt bekommen. Wie ich schon hervorgehoben habe, ist die an der Eiperipherie herrschende Spannung wahrscheinlich auf den oberflächlichen Zusammenhang der Blastomeren zu beziehen; ebenso dürften die nachweislichen funktionellen Beziehungen der Zellen zu einander aus der Protoplasmakontinuität hervorgehen.

Hiermit stehen mehrere in den letzten Jahren durch entwicklungsmechanische Experimente gewonnene Erfahrungen in gutem Einklange. In der That haben diese Erfahrungen schon mehrere Forscher dahin geführt, einen derartigen Zusammenhang zwischen den Furchungzellen zu postuliren. Es ist also hier auf verschiedene Wege dieselbe Anschauung erreicht worden.

Ich habe schon in meinem vorjährigen Aufsatze auf einige derartige Aeusserungen hingewiesen.

Man wird durch Erwägungen solcher Art an die Einsprüche gegen die herrschende Form der Zellentheorie erinnert, welche unlängst von einigen Forschern, vor allem von Sedgwick und Whitman erhoben worden sind. Der üblichen Betonung der Zellenautonomie gegenüber wird das Vorkommen von Zellenverbindungen hervorgehoben, die Einheit des Organismus betont, die grundsätzliche Verschiedenheit ein- und mehrzelliger Organismen verneint u. s. w.

Für eine derartige Betrachtungsweise haben die obigen Befunde unstreitig eine etwas breitere Basis geschaffen.

Indessen ist es offenbar eine Uebertreibung, wenn Sedgwick den Metazoenkörper als ein Syncytium bezeichnet. Dass er sich übrigens dieser Uebertreibung selbst bewusst ist, geht aus seinen Worten hervor. Er sagt (Quart. Journ. micr. sc. Vol. 26, pag. 205): „We are almost, if not quite, justified in regarding the body of an adult animal as a syncytium."

Schon acceptabler erscheint die Auffassung, dass das Epithelgewebe den Charakter eines primär gebildeten Syncytiums habe.

Aus dem Obigen ergiebt sich ja einerseits, dass die Fur-

chungszellen ihren primären Zusammenhang noch bewahren, wenn sie schon eine epitheliale Form und Anordnung angenommen haben. Anderseits mehren sich ja fast täglich die Angaben, dass die Epithelzellen des erwachsenen Körpers mit einander zusammenhängen. Nach einer solchen Betrachtungsweise wären ja die äusseren und inneren Flächen des Körpers von je einem Syncytium bedeckt, während, wenigstens auf einer gewissen Entwicklungsstufe, das Körperinnere von einer syncyticartig zusammenhängenden Mesenchymzellenmasse eingenommen ist [1]).

Aber auch gegen die verfrühte Annahme einer derartigen schematisirenden Anschauungsweise kann schon das unzweifelhaft vorkommende Austreten isolirter Zellen aus der Zellenverbindung und das Eindringen anderer Zellen in dieselbe, eine hinreichende Warnung geben. Ueberhaupt ist es unerlässlich, bei der theoretischen Verwerthung der vorliegenden Befunde daran festzuhalten, dass das Auftreten sekundärer Zellenverbindungen im Metazoenorganismus ebenso sicher konstatirt ist, wie das Vorkommen ganz isolirter Zellen.

Upsala, im Oktober 1896.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI.

Auf der Tafel sind die Thierspecies und die Vergrösserungen angegeben. Die Zeichnungen sind nach mit Eisen-Alaun-Hämatoxylin gefärbten Präparaten, und zwar mit Benutzung der Zeiss'schen Camera und der Apochromate von 2 mm Aeq. Brennweite, Apert. 1,30, Comp.-Ocularen 2 und 4 derselben Fabrik, ausgeführt.

Bfr = Befruchtungshaut; *Ect* = Ectodermzellen; *Ent* = Entodermzellen; *Gzs* = Grenzsaum.

Die Fig. 1, 7, 11—13, 17 entsprechen zweizelligen und Fig. 2. 14, 18, 21 vierzelligen Stufen; Fig. 8 stellt eine achtzellige Stufe dar.

Fig. 3, 5, 9, 15, 19, 22 entsprechen früheren, Fig. 6 und 23 späteren Blastulastufen. Fig. 4 zeigt beginnende Planula-, Fig. 10, 16, 20 beginnende Gastrulabildung.

Fig. 24 ist ein vertikaler Schnitt durch den Embryonalschild, Fig. 25 ein Flächenbild des ausserembryonalen Bezirkes der Blastodermblase des Kaninchens.

1) Gleichwie die oben beschriebenen Bilder den von Sedgwick bei Peripatus gefundenen recht unähnlich sind, so habe ich bei meinem Untersuchungsmateriale auch nirgends eine solche Verbindung, wie die von ihm beschriebene zwischen den verschiedenen Keimblättern angetroffen.

Muskelelemente der Holothurien und ihr Verhalten zum Methylenblau.

Von

Dr. **N. Iwanzoff**,
Privat-Docent der Universität Moskau.

Hierzu Tafel VII.

Zur Zeit ist uns noch vollkommen unbekannt, worauf die Fähigkeit der Nervenelemente beruht, sich in lebendigem Zustande in schwachen Lösungen von Methylenblau electiv, d. h. so zu färben, dass nur einige Elemente den Farbstoff aus der Lösung sehr stark aufnehmen, während die Mehrzahl ungefärbt bleibt. Unzweifelhaft ist Eines, dass eine solche Fähigkeit den Nervenzellen und Nervenfasern nicht ausschliesslich eigen ist, sondern dass auch viele andere Elemente dieselbe besitzen. In einigen Zellen färbt sich in schwachen Lösungen des Methylenblaus intensiv eine gewisse Art von Granula, doch bleiben die Kerne ungefärbt, in anderen, umgekehrt, färben sich die Kerne u. s. w. Sehr merkwürdig in dieser Hinsicht sind, wie ich gefunden habe, die Muskelelemente der inneren Organe der Holothurien, welche sich zum genannten Reagens, man kann sagen, ganz ähnlich wie die Nervenelemente verhalten.

Meine Experimente sind hauptsächlich an Holothuria tubulosa und theilweise an Stichopus regalis angestellt worden. Ich verfuhr dabei in der verschiedensten Weise. Die Lösung von Methylenblau wurde in die Leibeshöhle der Thiere injicirt, die Thiere wurden unversehrt in Meerwasser, in welchem Methylenblau gelöst war, gesetzt, oder es wurden in die Lösung die ausgeschnittenen Eingeweide gelegt. Obgleich auch die ersteren Methoden manchmal vortreffliche Resultate ergaben, so erwies sich doch die letzte Methode als die sicherere. Es wurde eine sehr schwache Lösung genommen, d. h. zum Meerwasser, in welchem die Eingeweide oder einzelne Organe der Holothurie lagen, wurde eine geringe Quantität concentrirter Lösung von Methylenblau in destillirtem Wasser oder in physiologischer Lösung von Kochsalz

hinzugegossen. Im Meerwasser löst sich das Methylenblau sehr schlecht, und wenn man eine übermässige Menge desselben hinzugiesst, so schlägt es sich in der Form von dunkelblauen, fast schwarzen Kryställchen nieder.

Nach einiger Zeit sind die Muskeln der verschiedenen Organe manchmal in grösserer, manchmal in geringerer Menge blau gefärbt und geben sehr schöne Bilder. An gut gelungenen Präparaten müssen ausser denselben fast keine anderen Elemente gefärbt sein. Die Nervenelemente, Zellen und Fasern, nehmen in einigen Organen auch die Färbung an, doch beträchtlich schwieriger und sind so klein, dass sie sich leicht von den Muskelelementen unterscheiden lassen. Ausserdem haben die letzteren, ausser ihrer Contraktionsfähigkeit, welche einige Zeit auch die gefärbten Elemente beibehalten, eine charakteristische Anordnung für jedes Organ. In den Ampullen der Tentakeln ziehen sie sich in der Längsrichtung, wobei sie dicht an einander liegen; in der Poli'schen Blase sind sie umgekehrt zu einer ringförmigen Schicht angeordnet, ebenso wie in den Geschlechtsröhren, den Ovarien und den Testikeln; in den Mesenterien sind sie grösstentheils schief gerichtet, in den Darmwänden gibt es zweierlei Art Muskelfasern — Längsfasern und Ringfasern; in den mesenterialen Blutgefässen abermals nur Ringfasern. In allen diesen Organen sind die Muskelelemente den glatten Muskelfasern der Vertebraten sehr ähnlich, d. h. sie stellen längliche spindelförmige Gebilde vor, denen ein elliptischer Kern anliegt. In den Wasserlungen gibt es ausser solchen theils in der Längsrichtung, theils ringförmig angeordneten Fasern in grosser Anzahl noch Muskelzellen, welche eine verzweigte Form haben und manchmal auch an anderen Organen, z. B. den Geschlechtsröhren, vorkommen. Die Form solcher Elemente ist oft sehr complicirt, sodass beim ersten Anblick man denken könnte, dass wir ein Nervengeflecht von multipolaren Zellen vor uns haben. Doch die Contraktionsfähigkeit dieser Elemente weist direkt und unzweifelhaft darauf hin, dass wir es mit Muskeln zu thun haben. Dabei sind die Wände der Wasserlungen so dünn, dass sie die Untersuchung mit Immersionssystemen zulassen.

Leider gelang es mir nicht, die schönen Präparate, welche ich bekommen hatte, zu conserviren. Die Methode mit Jod-Jodkalium oder pierinsaurem Ammonium gibt keine genügenden

Resultate. Bei der ersten Methode fixirt sich zwar die Färbung, wobei sie in eine braune übergeht, doch wird sie aus einer continuirlichen zu einer granulösen, sodass, wenn wir über den inneren Bau der genannten Elemente nach solchen Präparaten urtheilen wollten, wir einen wissentlich falschen Schluss bekommen würden. Die unlängst von Bethe vorgeschlagene Methode mit Ammoniummolybdat und Wasserstoffsuperoxyd erwies sich im gegebenen Falle ganz untauglich. In der von ihm empfohlenen Mischung zerfällt das Gewebe der Organe der Holothurie in der Zeit von einigen Minuten mit starker Ausscheidung von Oxygenbläschen vollkommen. Die Hauptrolle bei diesem Zerfall spielt offenbar das Wasserstoffsuperoxyd. Ich versuchte Bethe's Flüssigkeit ohne letzteres, d. h. die Lösung des molybdänsauren Ammoniums allein zu gebrauchen, doch macerirte sich auch dabei das Gewebe schnell. Ich nahm auch statt destillirten Wassers Meerwasser. Dabei bildet sich ein sehr reichlicher weisser Niederschlag, das Filtrat aber erweist zwar einige fixirende Wirkung auf die mit Methylenblau gefärbten Elemente, ohne das Gewebe stark zu verändern, doch sind solche Präparate trotzdem nicht dauerhaft, und zweitens, was das Hauptsächliche ist, werden die gefärbten Elemente beträchtlich bleicher, das Gewebe selbst zieht sich zusammen, und wir bekommen bei weitem nicht diejenigen deutlichen Bilder, welche das lebende Gewebe uns gibt. Auf diese Weise blieb ich bei der Untersuchung ausschliesslich lebendiger Elemente stehen, um so mehr, da die Veränderungen, welche mit ihnen allmählich unter der Einwirkung der Reagentien vor sich gehen, für mich ein besonderes Interesse darboten.

Vorerst einige Worte über die Form und das Verhältniss der Muskelelemente in den Wasserlungen. Ein Theil dieser Elemente behält hier die Form, welche sie gewöhnlich in anderen Organen haben, bei. Dies sind lange, sich gegen die Enden verjüngende Fasern, welche längs des Läppchens der Wasserlunge angeordnet sind oder dasselbe ringförmig umgürten, theils aber auch sich in schiefer Richtung hinziehen. Bei Untersuchung einer frischen und ungefärbten Lunge erscheinen sie als vollkommen homogene, stark lichtbrechende Streifchen mit glattem Contour. Annähernd in der Mitte der Faser befindet sich der Kern, welcher seitwärts liegt, so dass die Faser an dieser Stelle eine kleine Auftreibung bildet, oder es sitzt der Kern zugleich mit

der denselben umhüllenden plasmatischen Substanz, aus welcher auch die Faser selbst gebildet ist, auf dieser Faser als wie auf einem kleinen Stiele (Fig. 1 a).

Ein beträchtlicher Theil der Muskelzellen in den Wasserlungen hat jedoch, wie oben erwähnt wurde, eine verästelte Form, manchmal mit sehr zahlreichen Fortsätzen. Der Kern befindet sich entweder seitwärts, wenn die Zelle zum bipolaren Typus gehört (Fig. 1 b), oder in einer dreieckigen Verbreitung an derjenigen Stelle, wo die Hauptfortsätze abgehen, wenn die Zelle zum tripolaren Typus gehört (Fig. 1 c).

Die Fortsätze der beschriebenen Zellen bilden zahlreiche Anastomosen zweierlei Art, Anastomosen zwischen den Fortsätzen einer und derselben Zelle und Anastomosen zwischen den Fortsätzen verschiedener Zellen. Die ersteren sind primäre Anastomosen und bestehen darin, dass zwei unter einem Winkel auseinanderlaufende Fortsätze durch eine Querbinde, welche nicht selten breiter als sie selbst ist, verbunden sind. Manchmal gibt es solcher Querbrücken zwei, und dann bekommt man die in Fig. 2 abgebildeten Figuren. Die Bildung solcher Anastomosen ist leicht erklärlich. An denjenigen Stellen, wo die Fortsätze auseinandergehen, bildet gewöhnlich die Muskelsubstanz eine manchmal ziemlich beträchtliche Verbreiterung in der Form eines Dreiecks. Wenn die Mitte eines solchen Dreiecks durchbrochen wird, so bekommt man die Figur einer Querbrücke, welche die zwei auseinandergehenden Fortsätze verbindet. Mit dem Wachsthum werden die Seiten des Dreiecks grösser und die Querbrücke selbst verlängert sich. Auf eben solche Weise ist es nicht schwer, auch die Bildung zweier Querbrücken zu erklären. Solche Bilder kommen vor sowohl an den peripherischen Enden der Fortsätze (Fig. 2 c), als besonders an der Mitte der Zelle neben dem Kern (Fig. 2 a u. b). Manchmal haben wir in letzterem Falle etwas Anderes (Fig. 3). Die Muskelfaser erscheint in einer gewissen Ausdehnung in der Längsrichtung in zwei Theile gespalten, wobei in einem derselben der Kern eingeschlossen ist, und von hier geht ein neuer Fortsatz in einer anderen Richtung ab. Doch haben wir hier im Grunde ein eben solches Dreieck, welches nur sehr stumpfwinkelig ist, so dass die Bildung der Anastomose auf dieselbe Weise sich erklärt.

Die Anastomosen zwischen den Fortsätzen verschiedener

Zellen tragen einen anderen Charakter und bestehen darin, dass zwei Fasern einander aufliegen und nachher die dieselben bildende plasmatische Substanz in einem oder zwei Kreuzwinkeln, sich ein wenig verbreiternd, von einer Faser auf die andere übergeht, wie es in Fig. 4 und ebenfalls an einigen Stellen der Fig. 1 abgebildet ist. Die Form selbst der Anastomose weist hier auf ihren sekundären Ursprung hin. In manchen Fällen liegt der Fortsatz einer Zelle demjenigen einer anderen Zelle nicht auf, sondern stemmt sich an denselben an (Fig. 1 c) und dann bekommt man eine manchmal so vollständige Anastomose, dass es unmöglich ist zu entscheiden, welcher Zelle die Verbindungsfaser angehört. In welchem Grade intim die Verbindung zwischen den Fasern in diesen Fällen ist, ist schwer zu entscheiden, doch darauf, dass sie beträchtlich ist, weist der Umstand hin, dass bei Contraktion der Faser, wo der Kreuzungspunkt von der Stelle rückt, die andere Faser sich, einen Winkel bildend und ohne ihre Verbindung mit der andern zu unterbrechen, biegt, sodass der Kreuzungspunkt dessen ungeachtet derselbe bleibt. Solche Anastomosen existiren bei weitem nicht an allen Stellen, wo die Muskelfasern einander aufliegen, und im Falle ihres Fehlens kann der Punkt, wo sich die Fasern gegenseitig kreuzen, bei der Contraktion im Verhältniss zu beiden sich verrücken. Dem Anschein nach haben solche Anastomosen eine physiologische Bedeutung. Man muss bemerken, dass es gar nicht gelingt, in den Ampullen der Wasserlungen Nerven und Nervenzellen zu entdecken. Dessen ungeachtet, so lange die Ampullen lebendig sind, sogar wenn sie von der übrigen Masse der Lunge abgetrennt und auf das Objektgläschen gelegt sind, befinden sie sich in einer langsamen Bewegung, welche an die peristaltische erinnert. Folglich besitzen ihre Muskelfasern eine spontane Aktivität. Unter dem Mikroskop ist es nicht schwer, sich zu überzeugen, dass ihre Wirkung nicht gleichzeitig ist, sondern dass während die einen sich contrahiren, die anderen sich ausdehnen und umgekehrt. Dabei bemerkt man manchmal einige Consequenz in der Contraktion der Muskelelemente, als ob sie die Impulse von einander empfingen.

Jetzt gehen wir über zu den Veränderungen, welche die Muskelfasern bei der Färbung mit Methylenblau erleiden.

Das Methylenblau, wenn auch in sehr schwacher Lösung,

übt dennoch eine gewisse Wirkung schon auf das unversehrte Thier. Die in eine solche Lösung gelegten Holothurien fangen nach einiger Zeit an, sich stark aufzublähen und recken ihre Tentakel aus. Nach einigen Stunden werfen sie gewöhnlich ihre Eingeweide durch den Anus heraus. Die ausgeworfenen Wasserlungen sind ebenfalls anfänglich stark aufgebläht und vollziehen deutlich bemerkliche Bewegungen, welche an die peristaltischen erinnern, doch nachher fallen sie nach Maass stärker werdender Färbung immer mehr und mehr zusammen.

An den einzelnen Muskelfasern äussert sich die Wirkung des Methylenblaus anfänglich in einer sehr leichten bläulichen Färbung, wobei die Faser ihren glatten Contour und ihre annähernd gleiche Breite in ihrer ganzen Ausdehnung beibehält, wobei sie sich nur sehr allmählich nach den Enden hin verjüngt. Wie schon bemerkt worden ist, färben sich bei weitem nicht alle Fasern, doch färbt sich gewöhnlich die Faser in ihrer ganzen Ausdehnung, manchmal jedoch nur bis zur Hälfte (Fig. 1 d). Der Kern färbt sich ebenfalls, und zwar färben sich die Kernhülle und die Körnchen im Inneren des Kerns sehr intensiv. Indem man die Faser mit Hülfe starker Vergrösserungen untersucht, kann man gewöhnlich deutlich in derselben in ihrer ganzen Ausdehnung liegende kleine Granula unterscheiden, welche nicht von gleicher Grösse, ungleichmässig vertheilt und sehr intensiv gefärbt sind. In verschiedenen Fasern ist ihre Anzahl verschieden (Fig. 6 a).

Diese Granula sind den Elementen, wie sie Altmann[1]) in vielen Epithelzellen abbildet, ähnlich. Doch sind die Bilder, welche man bekommt, seiner Fig. 4, Taf. X, welche einen Schnitt durch die Muskelwand des Froschdarms, welcher der Richtung der Muskelzellen parallel geführt worden ist, nicht ähnlich. In letzteren sind die Granula viel kleiner, von gleicher Grösse, ganz gleichmässig vertheilt und in Längsreihen angeordnet, wodurch sie den fibrillären Bau bedingen. Die Granula, welche sich in den Muskelfasern der Holothurien bei der Färbung mit Methylenblau zeigen, sind gewöhnlich grösser, von verschiedener Grösse und ungleichmässig, manchmal in grösserer, manchmal in

1) R. Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.

geringerer Anzahl und ohne gewisse Ordnung vertheilt. Die Muskelfaser selbst aber scheint wie früher vollkommen homogen zu sein.

Was stellen diese Granula vor? Es gibt durchaus keine Anhaltspunkte, in ihnen Elementarorganismen im Sinne Altmann's zu sehen. Ihre Unbeständigkeit an Grösse und Anzahl weist darauf hin, dass diese Granula zufällige Bildungen, am wahrscheinlichsten Produkte des Stoffwechsels der Muskelfaser sind. Man kann voraussetzen, dass ein und derselbe Stoff, indem er im Protoplasma der Faser aufgelöst ist, derselben die Fähigkeit verleiht, sich gleichmässig mit Methylenblau zu färben, und dass wiederum er sich als Granula, die die Färbung noch intensiver aufnehmen, ausscheidet. Dieser Stoff ist inconstant. Er bildet sich in den Fasern nur unter gewissen, doch uns unbekannten physiologischen Bedingungen, da nicht alle Fasern die Färbung aufnehmen, und ist sehr undauerhaft, da zugleich mit dem Tode des Gewebes die Faser und die Granula die Fähigkeit zur electiven Färbung mit schwachen Lösungen von Methylenblau verlieren, und diejenigen, welche bei Lebzeiten gefärbt worden waren, verfärben sich.

Ich beobachtete längere Zeit einzelne Granula, indem ich bemerken wollte, was mit ihnen vorgeht, doch konnte ich nichts Bestimmtes ausfindig machen. In einem Falle nur sah ich, wie drei Granula, welche neben einander gerade an der Oberfläche der Faser lagen, sich von derselben ablösten, oder richtiger gesagt, die Faser selbst an dieser Stelle von denselben abwich, indem sie eine Einstülpung an ihrer Oberfläche bildete, und nachher diese Granula, welche bis zu dieser Zeit eine bestimmte Lage bei der Contraktion der Faser beibehalten hatten, sich von derselben immer mehr und mehr entfernten, wobei sie ihre relative Anordnung veränderten und sich längs der Faser fortbewegten. Nachher verlor ich sie aus dem Gesicht. Dieser Fall ist in Fig. 5 abgebildet.

Wenn ich durch irgend welche Nebenumstände nicht irre geleitet worden bin, so muss man schliessen, dass diese Granula echte Ausscheidungen, Produkte des Stoffwechsels, welche aus der Faser ausgestossen werden, sind. Nachdem sie nach aussen ausgetreten sind, verfärben sich dem Anschein nach diese Granula und entfernen sich so oder anders aus dem Gewebe. Eines

ist unzweifelbar, dass, wenn ein solcher Process wirklich stattfindet, er sich mit grosser Langsamkeit vollzieht.

Mit der Zeit färben sich die Muskelfasern immer stärker und stärker und erleiden zugleich beträchtliche Veränderungen. Die letzteren drücken sich darin aus, dass die Faser ihren glatten Contour verliert; sie wird stellenweise etwas verbreitert im Verhältniss zum normalen Zustand und stellenweise verengert (Fig. 6 b u. 3). Zugleich vertheilt sich die Färbung ungleichmässig, — entsprechend den Verbreiterungen ist sie gewöhnlich dunkler, an den verengerten Stellen heller. Dabei geht die lokale Verdichtung der Färbung nicht selten der Bildung der Auftreibungen voran, als ob ein die Färbung stark aufnehmender Theil der Substanz der Muskelfaser sich an bestimmte Punkte zusammenzieht. Die Querbrücken zwischen solchen stärker gefärbten Auftreibungen werden ferner immer heller und heller, doch behalten sie anfänglich ihre normale Breite bei; nachher werden sie gewöhnlich enger, verfärben sich noch mehr, nehmen die Form dünner Faden an und hören endlich auf, sichtbar zu sein, während die Auftreibungen in ihren Dimensionen grösser werden (Fig. 6c, d, e). Zuletzt nimmt die Stelle der früheren Faser eine Reihe runder oder elliptischer Tropfen von ungleichmässiger Grösse ein (Fig. 6 f).

In den verbreiterten Stellen fängt der in ihnen angehäufte intensiv gefärbte Stoff allmählich an, seine Nüance zu verändern. Er wird heller, nimmt einen violetten Ton an. Unzweifelhaft verflüssigt sich der Stoff, wobei nicht selten Vacuolen erscheinen, welche zuerst sehr klein sind, nachher aber sich vergrössern und zusammenfliessen (Fig. 6 e). Auf eine Verflüssigung weist auch der Umstand hin, dass die Granula in den Tropfen sich oft in molecularer Bewegung befinden. Es ist ebenfalls nicht schwer, zu sehen, dass die Granula sich hauptsächlich im oberen Theil des Tropfens anhäufen, d. h. dass sie specifisch leichter sind. Ferner hören nach Maass der Verfärbung der Tropfen, oder sogar früher, die Granula auf, sichtbar zu sein; dem Anschein nach lösen sie sich auf. Endlich endet der Process mit vollständiger Verfärbung der Tropfen und einzelner Theile, in welche die Faser zerfallen war, sodass man sie ferner nicht unterscheidet.

Solches ist der typische Gang der Veränderungen, welcher sich in verschiedenen Fasern mit verschiedener Schnelligkeit

vollzieht, sodass z. B. noch nach 24 Stunden man gefärbte Fasern mit fast glattem Contour finden kann, während die Mehrzahl schon zu Tropfen zerfallen ist und sich verfärbt hat.

In diesem Gange der Veränderungen kann man zwei verschiedene Momente unterscheiden: erstens die Färbung und die nachfolgende Verfärbung; zweitens die ungleichmässige Anhäufung des Stoffes, die Bildung der Auftreibungen, die Verflüssigung des Stoffes und das Zerfallen in Tropfen. Diese zwei verschiedenen Processe gehen nicht immer einander parallel. Schon nach irgend einer halben Stunde, nachdem das Organ in die Lösung von Methylenblau gelegt worden ist und die Fasern nur eben angefangen haben, sich zu färben, haben einige von ihnen die Form von auf einem Faden aufgereihten Glasperlen angenommen, während andere, wie hingewiesen worden ist, auch am anderen Tage noch ihren glatten Contour beibehalten und in solcher Form sich verfärben.

Versuchen wir, die Ursache der beschriebenen Veränderungen und vor Allem der Bildung der Auftreibungen und der Tropfen aufzufinden.

Die Fasern, welche sich gefärbt haben, behalten ursprünglich noch ihre Elasticität und Contraktionsfähigkeit bei. Davon kann man sich unmittelbar unter dem Mikroskop überzeugen, indem man die Entfernung zwischen irgend welchen zwei bestimmten Punkten der Faser, z. B. zwischen zwei kleinen Auftreibungen, welche sich gebildet haben, misst. Doch verlieren sich allmählich die Elasticität und Contraktionsfähigkeit. Darauf weist der Umstand hin, dass die Faser bei der Contraktion der umgebenden Elemente sich ferner nicht verkürzt, sondern die Form einer gebrochenen Linie annimmt. In den Winkeln, welche sich gebildet haben, häuft sich die Muskelsubstanz an und bilden sich Auftreibungen, welche sich nach Maass der weiteren Contraktionen des umgebenden Gewebes immer mehr und mehr vergrössern (Fig. 7). Diese Auftreibungen entstehen in Folge dessen, dass die Faser sich innerhalb und dabei ungleichmässig zu verändern und weicher zu werden anfängt. Die Auftreibungen können sich ursprünglich auch in Folge der Contraktionen der Faser selbst bilden, wenn sie sich ungleichmässig verändert hat, doch nur an gewissen Stellen, deren Zwischenräume die Contraktionsfähigkeit noch nicht verloren haben. In solchem Falle bekommt die Faser

die Form eines geraden Fadens, an welchem Glasperlen aufgereiht sind. Der Process ist ähnlich, wie wenn wir ein feines Glasrohr nehmen, dasselbe über einer Löthlampe weich machen und nachher, wenn wir es ausdehnen und zusammenrücken, das Glas an einer gewissen Stelle anhäufen, während wir andere Stellen dünner machen. Mit dem Weichwerden nimmt die Muskelsubstanz immer mehr und mehr eine flüssige Consistenz an und sammelt sich in Folge dessen zu Tropfen an. Die Tropfenbildung geht manchmal so schnell vor sich, dass man sie unter dem Mikroskop beobachten kann.

Ohne Zweifel gehen in der Muskelfaser innere Veränderungen vor sich, welche zum Verlust der Contraktionsfähigkeit, zur Verflüssigung der Substanz und zu dem Tode führen.

Jetzt entsteht die Frage, in welchem Verhältniss diese Veränderungen zum Methylenblau stehen. Offenbar ist die Wirkung des Methylenblaus nicht die nächste Ursache dieser Veränderungen, da im entgegengesetzten Falle es unbegreiflich ist, warum nicht alle Muskelfasern sich ihnen auf gleiche Weise unterwerfen. Wir haben gesehen, dass einige von ihnen, welche sich kaum so eben gefärbt haben, schon Auftreibungen besitzen, und man kann denken, dass sie dieselben schon vor der Färbung besessen haben. Andererseits liegt nichts Unmögliches darin, dass das Methylenblau so oder anders auf den natürlichen Gang der Veränderungen einwirkt, indem es dieselben verstärkt.

Aus allem Gesagten folgt, dass man die Fähigkeit zur electiven Färbung durch Methylenblau dadurch erklären muss, dass gewisse Muskelfasern sich in einem normalen Zustande des Erschlaffens ihrer Lebensthätigkeit befinden. Darauf weist auch die Fähigkeit ihrer Kerne hin, die Färbung intensiv aufzunehmen. Man kann voraussetzen, dass ein solcher Zustand der Erschöpfung durch die anfänglich gleichmässige, nachher in der Form von Granula auftretende Anhäufung der Produkte des Stoffwechsels, welche das Methylenblau aus der Lösung gierig aufnehmen, bedingt wird, und dass normal die Zelle nach deren Entfernung sich wieder erholt, unter der Einwirkung des Methylenblaus aber ihre Lebensthätigkeit noch mehr geschwächt wird, die Veränderungen sich verstärken und der Tod eintritt.

Die Muskelemente der Holothurien verhalten sich zum Methylenblau ganz eben so wie die Nervenelemente. Daraus kann

man schliessen, dass auch letztere sich electiv nur im physiologischen Zustande der Erschlaffung der Lebensthätigkeit färben, welche von übermässiger Anhäufung der Produkte des Stoffwechsels abhängt.

Neapel, 10. Mai 1896. N. Iwanzoff.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VII.

Fig. 1. Muskelelemente in den Alveolen der Wasserlungen von Holothuria tubulosa bei Behandlung mit Methylenblau. Theilweise schematisch. 1×240.

Fig. 2. Anastomosen zwischen Fortsätzen einer und derselben Zelle, a und b in der Nähe des Kerns, c am peripherischen Ende. 1×560.

Fig. 3. Muskelzelle, welche vom Methylenblau Auftreibungen an ihren Fasern bekommen hat. Anastomose neben dem Kerne 1×50.

Fig. 4. Anastomosen zwischen Fortsätzen verschiedener Zellen. 1×569.

Fig. 5. Granula in einer Muskelzelle und Anfang der Veränderung der letzteren bei Färbung mit Methylenblau. 1×560.

Fig. 6 u. 7. Consecutive Veränderungen der Muskelfasern bei Färbung mit Methylenblau. 1×560.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata.

Von

Gakutaro Osawa.

Hierzu Tafel VIII—XIV.

Einleitung.

Die makroskopischen Verhältnisse der Eingeweide von Hatteria punctata sind in ihren Grundzügen schon im Jahre 1867 von Günther (94) beschrieben worden. Später folgten die speciellen Untersuchungen von Gadow (78) über

die Kloake, von Klaatsch (133) über die Mesenterialbildung, von Milani (189) über die Lunge und von Baur (13) über das Gebiss. Es bleiben also nur noch wenige Punkte übrig, welche neue Untersuchungen beanspruchen. Im Folgenden beabsichtige ich bloss eine kleine Skizze über die Lage- und die Formverhältnisse der einzelnen Organe zu geben und im Anschluss daran einige Punkte zu besprechen, die entweder noch nicht berührt oder aber noch nicht klar dargethan worden sind. Im Uebrigen verweise ich auf den zweiten Theil meiner Arbeit, woselbst man die feinere Struktur der betreffenden Organe ziemlich ausführlich behandelt finden wird.

Die Schilderung, welche in einen makroskopischen und mikroskopischen Abschnitt zerfällt, wird folgende Organsysteme umfassen:

1. Verdauungs-
2. Respirations-
3. Urogenital-

} Organe.

I. Theil. Die makroskopischen Verhältnisse.

A. Verdauungsorgane.

I. Vorderdarm.

1. Mundhöhle.

Die Mundhöhle selbst ist meines Wissens bis jetzt von Niemandem geschildert worden. Nur Zunge und Speicheldrüsen werden von Günther kurz berührt.

Die Lippenspalte ist ziemlich weit. Das Vestibulum dehnt sich nach hinten eine kleine Strecke weiter aus als die Lippenspalte und lässt so einen engen Raum entstehen, welchen man als Backentasche bezeichnen könnte.

Die eigentliche Mundhöhle ist entsprechend der Schädelform kegelförmig. Die nach vorne schauende schmale Spitze des Kegels wird von der Zahnreihe geschlossen, während der breitere hintere Theil desselben nach dem weiten Oesophagus sieht. Der Uebergang der Mundhöhle in den letzteren, der Rachen, wird aber durch die verhältnissmässig stark entwickelten, buckelig vorspringenden Musculi pterygoidei beider Seiten so sehr verengt, dass nur in der Medianlinie eine sehr schmale Spalte übrig bleibt. Ventral von dieser Spalte kommt dann der Larynx mit der vor

ihm liegenden Zunge zu liegen und trägt noch zur weiteren Verkleinerung der Rachenhöhle bei.

Am Dach der Mundhöhle lassen sich, wie Holl (121) bei Lacerta agilis beschrieben hat, Cristae gingivales, palatinae mediales et laterales, sowie ein Tuberculum palatinum, ferner eine Fossa pterygoidea, ein Recessus suprapterygoideus, ein Aditus ad choanes und ein Sulcus Jakobsoni deutlich unterscheiden. Auch am Boden der Mundhöhle findet man eine längs des Kieferrandes verlaufende Leiste, Crista gangivalis inferior.

Die Zunge (Fig. 3 *Z.*, Taf. VIII) stellt, wie Günther richtig bemerkt, ein fleischiges, länglich-dreieckiges Organ dar, dessen verbreiterte hintere Basis zur Aufnahme des Larynx (*L.*) eingeschnitten ist.

Ueber die Zähne kann ich die genaue Angabe von Günther (94) bestätigen. Es sind die vorderen beiden Schneidezähne der beiden Kiefer am mächtigsten entwickelt, dann folgen rudimentäre und auch kleinere, konisch geformte Zähne. Am Oberkiefer bilden die Backenzähne eine doppelte Reihe, indem medial von den eigentlichen Kieferzähnen auch Gaumenzähne vorkommen. Am Unterkiefer sind die Zähne in einer Reihe angeordnet und greifen bei geschlossenem Mund zwischen die beiden Zahnreihen des Oberkiefers ein. Wie schon Günther (94) bemerkte, sind die Zähne der Hatteria vergänglich und dementsprechend variiren ihre Form und Anzahl. Günther gibt an, dass ausser dem gut ausgebildeten Prämaxillarzahn ursprünglich noch circa 18 Zähne an jedem Kiefer und 11 an jedem Palatinum vorhanden seien. Baur (13) zählte ausser 2 Zähnen im Prämaxillare noch 15 im Maxillare, 6 am rechten und 7 am linken Palatinum und endlich am Unterkiefer ausser dem starken ersten Zahn noch 15 hintere. Auch auf jedem Vomer befand sich ein wohlentwickelter Zahn.

Bei meinen zwei Exemplaren waren die Prämaxillarzähne und die entsprechenden Zähne des Unterkiefers wie in der Regel mächtig entwickelt. Die Anzahl der anderen Zähne war folgende:

	Oberkiefer		Palatinum		Unterkiefer	
	rechts	links	rechts	links	rechts	links
I. Thier	17	16	5	8	15	13
II. Thier	5	6	5	7	10	10

Auf dem Vomer konnte ich keinen Zahn finden[1]).

Speicheldrüsen in circumscripter und selbständiger Form kommen nicht vor.

2. Oesophagus (Fig. 1 *O.*, Taf. VIII).

Der Schlund ist am Anfangstheil sehr weit und verjüngt sich caudalwärts trichterförmig, um endlich in den Magen überzugehen. Das Innere ist mit vielen longitudinalen Falten versehen. An der Grenze des Magens ist eine kleinere Einschnürung bemerkbar, obwohl Günther dieselbe leugnet.

3. Magen (Fig. 1 *Mg.*, Taf. VIII).

Der Magen liegt hinter der Leber (*Le.*) und vor der Milz (*Mlz.*) und den Lungen (*Lu.*). Sein Cardialtheil ist von den beiden Lungen so umfasst, dass er hier einen entsprechend tiefen Eindruck aufweist. Er steht nahezu parallel der Wirbelsäule. Durch eine kleine Einschnürung setzt er sich kopfwärts von dem Oesophagus und schwanzwärts vom Mitteldarm ab; seine Form ist demnach nahezu spindelförmig[2]). Das Innere zeigt ebenfalls vorwiegend longitudinale Falten, welche gegen den Pylorus zu sich abflachen. Die Pylorusklappe ist nicht immer deutlich ausgebildet.

II. Mitteldarm.

Dieser Darmabschnitt ist verhältnissmässig kurz, bildet zwei bis drei Schlingen und liegt vorwiegend im rechten Abschnitt der Bauchhöhle.

III. Hinterdarm (Fig. 1 *HD.*, Taf. VIII).

Das Colon ist auch sehr kurz und geht in das Rectum über. Es unterscheidet sich vom Mitteldarm durch sein weiteres Lumen. An der Grenze gegen den Mitteldarm ist auch eine Art Coecum vorhanden. Von der Kloake scheidet er sich durch eine mächtige Klappe (Leydig'sche Mastdarmklappe).

Das Innere der beiden Darmabschnitte ist mit longitudinalen Falten versehen, die sich hie und da durch Zweigfalten verbinden.

---

1) Siehe Nachtrag.

2) Bei einem anderen Magen, der keinen Inhalt besass, war die Spindelform gar nicht ausgesprochen. Das Organ besass beinahe die Form eines Schlauches.

Drüsen des Verdauungstractus.

Leber (Fig. 1 *Le.*, Taf. VIII).

Die Form- und Lageverhältnisse sind von Günther (94) und Klaatsch (133) ausführlich erörtert; ich brauche also darauf nicht näher einzugehen.

Das Organ ist relativ gross, nimmt den grossen Theil des Bauchraumes ein und deckt den Darmtractus von der Ventralseite her, sodass alle Organe mit Ausnahme eines kleinen Mitteldarmabschnittes dorsal von ihr versteckt liegen. Entsprechend der Leibesform ist das Organ in cephalo-caudaler Richtung verlängert und in der dorso-ventralen abgeplattet. Im Allgemeinen kann man von einer Kegelform sprechen, deren Spitze kopfwärts und deren Basis schwanzwärts reicht. Das Organ zerfällt in 3 Lappen, in die beiden vorderen oder ventralen und in den hinteren oder dorsalen. Die ersteren sind durch die Ansatzstelle einer Bauchfellfalte, Ligamentum suspensorium, wieder in den rechten und den linken geschieden. Sonst hängen sie beide mit einander zusammen, sind ventral convex, dorsal concav und schliessen hier den hinteren, etwas kleineren Lappen zwischen sich ein. Links von diesem dorsalen Lappen liegt der Magen (*Mg.*) und hinter ihm erscheinen die beiderseitigen Lungen (*Lu.*) dicht an ihn angelehnt. Vom rechten Lappen geht ein schmaler, von Klaatsch als Lobus descendens bezeichneter Lappen caudalwärts ab.

Die Gallenblase ist erbsengross und liegt etwa in der Mitte des caudalen Randes nahe an der Grenze zwischen dem rechten und dem linken Lappen.

Die Gallengänge (Fig. 2, Taf. VIII) sind von Niemandem beschrieben. Im Ligamentum hepato-gastro-duodenale sieht man zwei Gallenausführungsgänge (*D. ch.*) getrennt verlaufen und in den Anfangstheil des Mitteldarmes einmünden. Sie weisen beide genau das Verhalten des Ductus choledochus auf und entspringen demzufolge mit zwei gabelförmigen Anfängen sowohl aus der Leber wie aus der Gallenblase. Vor ihnen liegt die Arterie und hinter ihnen die Pfortader. Es gibt ferner noch 2 Verbindungsgänge (*D. h.*) zwischen Leber und Gallenblase. Sie gehen direkt von der Leber aus querverlaufend zur Gallenblase; ich bezeichne sie schlechthin als Ducti hepatici.

Pankreas (Fig. 2, Taf. VIII).

Nach dem Vorgang von Klaatsch kann man die Bauchspeicheldrüse in einen kleineren ventralen und einen grösseren dorsalen Abschnitt theilen. Der erstere (*P. v.*) liegt im Gebiet des Ligamentum hepato-gastro-duodenale, von ihm eingehüllt, während der letztere, mehr rechteckige Abschnitt (*P. d.*) im Mesenterium des Mitteldarmes eingeschlossen liegt. Die Ausführungsgänge (*D. p.*) sind von Niemand untersucht. Beide Pankreas-Abschnitte haben besondere Ausführungsgänge, welche in den Mitteldarm münden. Ob sie aber innerhalb der Darmwandung vereinigt werden, konnte ich nicht beobachten. Auf mehreren Flachschnitten dieses Darmabschnittes sah ich drei Lumina deutlich getrennt. Da aber keine Epithelzellen mehr erhalten waren, so konnte ich nicht entscheiden, welchen Gängen die betreffenden Lumina angehören. Ich glaube fast sicher annehmen zu können, dass die beiden Gallengänge sich zu einem vereinigen und die Pankreas-Ausführungsgänge getrennt bleiben; denn soweit ich dies makroskopisch verfolgen konnte, lagen die Gallengänge zwischen den beiden Pankreas-Ausführungsgängen, welche letztere also durch die ersteren von einander getrennt waren.

Anhang.

Milz (Fig. 1 *Mlz.*, Taf. VIII).

Die Milz ist ungefähr keulenförmig, mit einem spitzen proximalen und einem dickeren distalen Ende; sie hat einen Eindruck von der linken Lunge an der dorsalen Seite und einen vom Pankreas und einem Mesenturialstrang an der ventralen Seite.

B. Athmungsorgane.

Larynx (Fig. 3, Taf. VIII).

Das Gerüst des Larynx besteht, wie Günther richtig beschreibt, aus einem ringförmigen, dorsal liegenden Knorpel und aus zwei getrennten, ventralen.

Der Ringknorpel (*R. K.*) ist lateral und dorsal breit, um ventral sich zu verjüngen, hat einen kleinen Fortsatz an der lateral-dorsalen Ecke und einen anderen in der Mitte des oralen Randes. Der erstere dient zum Ansatz des Musculus dilatator glottidis und der letztere ist zwischen den caudalen Ecken beider

ventralen Knorpel eingeschoben. Die lateral von diesem Fortsatze liegenden beiderseitigen Theile des oralen Randes des Ringknorpels sind leicht ausgeschnitten und bilden mit dem ähnlich gestalteten des ventralen Knorpels einen Spalt, welcher durch eine Membran vollständig geschlossen wird.

Jeder ventrale Knorpel (Aryknorpel, *Ary.*) ist fast dreieckig, die Spitze oralwärts gerichtet. Die beiderseitigen kommen mit ihren caudalen Enden nur an der dorsalen Seite mit einander in Berührung; somit bleiben zwischen ihnen ventralwärts eine grosse und dorsalwärts eine kleine Lücke, welche beide mittelst einer Membran ziemlich vollständig geschlossen werden.

Muskeln des Kehlkopfes.

Sie sind:

1. ein Musculus dilatator glottidis,
2. „ „ constrictor laryngis,
3. „ „ levator laryngis.

Der Musculus dilatator (Fig. 3 u. 4 *Dilat.*, Taf. VIII) ist paarig, entspringt von der Spitze des Aryknorpels, verläuft an der lateralen Seite des Kehlkopfes und setzt sich an den genannten lateral-dorsalen Processus des Ringknorpels an.

Der Musc. constrictor laryngis (*Constr.* Fig. 3 u. 4, Taf. VIII) ist ebenfalls paarig. Die beiderseitigen Muskeln sind sowohl ventral wie dorsal durch eine Raphe getrennt, wo sie ihren Ursprung und Ansatz finden. An dem Ursprung und dem Ansatz sind sie etwas schmäler als ihr mittlerer Bauch. Sie laufen circulär um die beiderseitigen Aryknorpel und helfen den Innenraum des Kehlkopfes verengern.

Merkwürdiger Weise hat Günther diesen Muskel gar nicht beachtet.

Der Musc. levator laryngis (Fig. 4 *Lev.*, Taf. VIII) wurde von Günther irrthümlicher Weise als Musc. compressor glottidis angeführt. Leydig hält ein ähnliches Gebilde bei der Eidechse für ein Band.

Der Muskel nun ist fadenförmig, dünn, entspringt aber mit der breiten Basis dem ventral-oralen Rande des Ringknorpels und strebt nach vorn, um sich nahe an der Spitze des Os entoglossum (Fig. 4 *O. entogl.*) anzusetzen. Er hat somit gar keine Beziehung zu dem Aryknorpel und auch keinen Einfluss auf die

Verengerung der Stimmritze, sondern zieht bei seiner Contraktion den Ringknorpel als Ganzes nach vorn, während die Stimmritze dabei unverändert bleibt.

Trachea und Bronchus (Fig. 1 u. 3 *Tr.*, Taf. VIII).

Die Trachea stellt ein ziemlich langes Rohr dar, dessen Gerüst aus Knorpel besteht. Die einzelnen Knorpel bilden einen nach hinten offenen Halbring.

Das untere Ende der Trachea theilt sich in zwei sehr kurze Zweige, Bronchien, welche bald in die Lungenwurzel eintreten.

Lunge (Fig. 1 *Lu.*, Taf. VIII).

Ueber die makroskopischen Verhältnisse derselben bei der Hatteria sowie über ihre Beziehungen zu denjenigen anderer Reptilien liegen genaue Untersuchungen von Milani (189) vor, welchen ich nichts Neues hinzufügen kann. Es genügt also auf die betreffende Arbeit zu verweisen. Im Folgenden gebe ich blos die Lageverhältnisse der Lungen an.

Die Organe liegen mit ihrem oberen Drittel an der dorsalen Seite des Ventrikels und bilden hier eine trichterförmige Erweiterung. Ihr Hauptttheil liegt dann im Bauchraum, an beiden Seiten des Magens, dessen Cardialtheil von ihnen umfasst wird. In der Brusthöhle liegt hinter der linken Lunge der Oesophagus; in der Bauchhöhle lagert aber der Magen sich vor sie hin und hinter ihr liegt dann die Milz.

Anhang.

Schilddrüse (Fig. 1 *Thy.* u. Fig. 5 *Thy.*, Taf. VIII).

Dieselbe ist, wie es scheint, bisher von Niemandem beachtet worden. Sie bildet bei den mir vorliegenden Präparaten einen querliegenden, strangförmigen Körper, welcher sich sowohl in dem mittleren Theil, als auch an beiden Enden ein wenig verbreitert. Von einer Fett- und einer lockeren Bindegewebsmasse umhüllt liegt er direkt oberhalb des Herzbeutels und überbrückt die Theilungsstelle der Aorta (*Ao.*) von einer Seite zur andern. Genau dorsal von der Schilddrüse liegt die Trachea (*Tr.* Fig. 1) und links von derselben der Oesophagus (*O.* Fig. 1).

C. Harn- und Fortpflanzungsorgane (Fig. 6, Taf. VIII).

Niere (Fig. 6 *N.* u. Fig. 7, Taf. VIII).

Die beiderseitigen Organe liegen fast ausschliesslich in der Beckenhöhle, dorsal von der Kloake. Sie berühren einander an ihrem caudalen Theil, scheinen aber keine organische Verbindung einzugehen, wie Braun (28) bei Lacerta agilis entgegen der Angabe von Leydig hervorgehoben hat. Jedes Organ besteht aus mehreren Läppchen (Fig. 7), welche durch unvollkommene Einschnitte von einander getrennt sind, es ist dorsal convex und ventral concav. Auf dieser ventralen Fläche und zwar etwa deren mittlerer Längslinie entlang läuft eine Längsfurche, in welcher der Harnleiter (Fig. 7) eingebettet liegt.

Der Harnleiter (Fig. 7) nimmt kleinere Zweige von jedem Läppchen auf und läuft Anfangs caudalwärts, um dann mit seinem caudalen Abschnitt sich ventral zu krümmen und innerhalb der Kloakenwand zur Papilla urogenitalis zu treten, an deren Spitze er in Gemeinschaft mit dem Samenleiter auf einer kleinen Oeffnung in die Kloake mündet.

Harnblase (Fig 1 *Bl.* u. Fig. 6 *Bl.*).

Die Harnblase ist gross und keulenförmig, sie geht von der ventralen Kloakenwand, wo sie mit einer kleinen Oeffnung mündet, kopfwärts und erreicht etwa die Höhe des rechten Hodens. Das Innere ist mit niederen Falten versehen. Aussen wird sie zum grossen Theil vom Peritoneum bedeckt.

Hoden (Fig. 1 u. 6 *Ho.*).

Die Hoden liegen im Bauchraum, und zwar an der dorsalen Wand, zu beiden Seiten der Wirbelsäule, jederseits um $^1/_2$ cm von der letzteren entfernt. Die beiderseitigen Organe stehen nicht in ein und demselben Niveau, sondern der linke Hoden ist um $^1/_2$ cm nach dem Becken zu gerückt und liegt dorsal von dem caudalen Theil der Milz (Fig. 1 *Mlz.*).

Die Form des Organes ist elliptisch, mit einer ventralen convexen und einer dorsalen concaven Fläche, sowie mit scharfen Rändern.

Nebenniere (Fig. 6 *N. N.*).

Die Nebenniere liegt an der medialen Seite des Hodens und

stellt einen ziemlich langen, abwärts sich verjüngenden Strang mit gelblicher Farbe dar.

Nebenhoden (Fig. 6 *N. Ho.*).

Der Nebenhoden liegt zwischen Hoden und Nebenniere und zwar an der dorsalen Seite der letzteren. Im Anfangstheil stellt er noch eine ziemlich voluminöse Masse dar, verjüngt sich aber caudalwärts immer mehr und senkt sich als dünnes Vas deferens in die Kloakenwand ein, woselbst es sich, wie oben erwähnt, mit dem Harnleiter vereinigt.

Kloake (Fig. 6 Taf. VIII).

Die Kloake ist innen mit Längsfalten versehen. Etwa 1 cm von der äusseren Oeffnung entfernt liegen an der dorsalen Wand zwei Papillae urogenitales (*P. u. g.*) mit einer kleinen Oeffnung etwas unterhalb der Spitze. Ihnen gegenüber liegt an der ventralen Wand die Oeffnung der Harnblase. Etwas unterhalb der Papillae urogenitales bemerkt man eine flache, kaum merkbare Querfalte [1]), welche von Gadow (78) beschrieben worden ist, und unterhalb derselben eine kleine Vertiefung.

Nahe an der äusseren Oeffnung der Kloake liegen an den beiden Seiten derselben zwei ziemlich grosse rundliche Gebilde (*G. a.*), welche Günther „anal Glands“ genannt hat, und welche nach Gadow [2]) ein nach Moschus und Veilchen riechendes Secret liefern sollen. Wahrscheinlich gehören sie zur Categorie der von Rathke beim Crocodil so genannten Moschusdrüsen. Sie münden mit einem kurzen Ausführungsgang in die Kloake.

Bezüglich der genauen Verhältnisse der Kloake verweise ich übrigens auf die Arbeit von Gadow.

Bezüglich der Mesenterialverhältnisse, welche von Klaatsch ausführlich und richtig behandelt worden sind, möchte

1) Gadow, S. 19: „The total absence of copulatory organs in Hatteria suggests that during copulation this circular fold can be protruded by inward pressure of the cloaca in order to secure conception.“

2) Gadow, S. 19: „They are of double the size of a common pea, and in the living animal have a strong, rather agreeable smell of musk and violets.“

ich nur auf einen Punkt aufmerksam machen, nämlich auf die Endigung des Ligamentum suspensorium hepatis, deren Feststellung dem genannten Forscher nicht gelang. Dieses Ligament, welches, wie oben bei der Leber erwähnt wurde, die ventralen Lappen halbirt, geht weiter kopfwärts, in etwas schwächerer Ausbildung und ein wenig gewundenem Verlauf und findet sein Ende im Parietalgekröse.

II. Theil. Die mikroskopischen Verhältnisse.

A. Verdauungsorgane.

Die histologischen Verhältnisse der Struktur der Eingeweideorgane der Hatteria punctata sind bis jetzt von keinem Forscher eingehend untersucht worden, und so ist es mir vergönnt, diese Lücke der vergleichenden Histologie, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, d. h. insoweit auszufüllen, als dieses bei Benutzung nur zweier Exemplare möglich war. Für die da und dort sich zeigenden Lücken muss ich im Voraus um Nachsicht bitten.

Vorderdarm.

Lippe (Fig. 8—9, Taf. VIII u. IX, Ober- und Unterlippe).

Zur Schilderung der Bauverhältnisse der Lippen greife ich der Bequemlichkeit halber einen Durchschnitt der Unterlippe heraus. Derselbe zeigt drei Seiten, die vordere, obere und hintere.

Die vordere Seite wird von der äusseren Haut (*H.*) bedeckt, welche dann nach oben zu in die Schleimhaut übergeht. Die Grenze zwischen der äusseren Haut und der Schleimhaut wird durch die Kante zwischen der vorderen und der oberen Seite gebildet. Eine kleine Strecke hinter dieser Uebergangsstelle hat die Schleimhaut eine längs des Lippenrandes verlaufende Reihe punktförmiger Oeffnungen (Fig. 8—9 *g. Dr.*), von denen grosse Einsenkungen, die wieder durch zahlreiche Septen in kleine Einzelräume geschieden sind, senkrecht in die Tiefe der Schleimhaut eindringen.

Hinter dieser Stelle der Schleimhaut folgt eine kleine Strecke von glattem Aussehen, und diese geht endlich in die hintere Fläche (*S. H.*) über, welche wieder mit zahlreichen kleinen

schlauchförmigen Einsenkungen (*k. Dr.*) versehen ist, so dass diese Fläche matt und sammetartig aussieht. Weiterhin zieht sich die Schleimhaut unverändert über den Boden des recht engen Vestibulums zu der äusseren Fläche der Kinnlade hin.

Die sämmtlichen Schleimhautoberflächen sind mit einem geschichteten Epithel bedeckt, welches auch die Oeffnungen der zahlreichen erwähnten Einsenkungen umgiebt. Die Zellen an der Oberfläche haben eine platte resp. kubische Gestalt, werden aber immer höher, je tiefer sie liegen.

Hinter der Uebergangsstelle der äusseren Haut in die Schleimhaut besitzt dieselbe eine sehr mächtige Epithellage, indem sie aus zehn bis fünfzehn auf einanderfolgenden Reihen von Zellen besteht, welche alle Uebergänge von einer tieferliegenden cylindrischen bis zu einer oberflächlich gelagerten platten Form aufweisen. Die mittleren von ihnen sind polyedrisch und besonders durch deutliche Zähnelungen an den Seiten ausgezeichnet. Diejenige Strecke der Schleimhaut, die hinter den Oeffnungen der grossen Einsenkungen liegt, zeichnet sich durch den Besitz von schmalen hohen Cutispapillen aus, — mit anderen Worten, — das Epithel schickt lange Stränge, Epithelzapfen (Fig 8 *Ep. Z.*), in die Tiefe nach der Cutis zu; sonst wird die Epithelschicht hier im allgemeinen schwächer; die oberflächlichen Zellen sind nicht mehr so platt, sondern mehr querspindelförmig. An der hinteren Fläche der Lippe wird die Epithelschicht noch dünner; die Abplattung der Zellen kommt nicht mehr vor; selbst die oberflächlichen Zellen weisen eine kurzcylindrische Form auf. Jene kleinen Schleimhauteinsenkungen denke ich mir so entstanden, dass die genannten soliden Epithelzapfen allmählich hohl werden. So sieht man am Uebergang der oberen Fläche der Unterlippe in die hintere, wie das Schleimhautepithel seine Zellen successiv verliert, Höhlung bekommt und nur mit einer Schicht von Cylinderzellen in die Einsenkungen sich fortsetzt.

Die Einsenkungen selbst sind alle mit einem einschichtigen secernirenden Epithel versehen. Die Zellen derselben sind je nach der Füllung des Inhaltes bald cylindrisch, bald becherförmig, haben feingranulirten Inhalt und einen gegen die Basis verdrängten, etwas abgeplatteten Kern. Die Einsenkungen gehören offenbar in die Categorie von Drüsen, und zwar der

Labialdrüsen der Autoren. Im Verlauf meiner Schilderung werde ich denn nunmehr die Bezeichnung Drüsen gebrauchen an Stelle der Einsenkungen.

Von den übrigen Bestandtheilen der Lippe ist das Verhalten der Muskulatur (Fig. 8 *U. H. G.* u. *M.)* hervorzuheben. Dieselbe kommt nur in der Unterlippe vor und liegt kreisförmig angeordnet zwischen den grossen Einsenkungen und der äusseren Haut. Sie besteht aus quergestreiften Fasern. An der Oberlippe wird sie durch circulär verlaufende compacte, sehnenartige Bindegewebsbündel vertreten.

Mundhöhle.

Bei der Lacerta agilis hat Holl (121) eine genaue Beschreibung des Mundhöhlenepithels geliefert und sie lässt sich im Wesentlichen auch bei der Hatteria bestätigen.

Epithel (Fig. 10, Taf. IX).

Die Schleimhaut hat im allgemeinen ein geschichtetes Plattenepithel, sowohl am Dach, als auch am Boden der Mundhöhle. Nur die oberste Schicht besteht aus ganz flachen Zellen und ihnen folgen dann immer höhere Zellen nach unten, sodass die unterste Schicht vollständig aus Cylinderzellen besteht. Die Dicke der Epithelschicht und die Formen einzelner Zellen variiren nach den einzelnen Gegenden. So ist das Epithel am mächtigsten auf den longitudinalen Schleimhautfalten des Gaumens, welche ich nach dem Beispiel von Holl in Cristae palatinae und gingivales einteilen möchte, zart dagegen in den Thälern zwischen denselben. Hier ist die Schleimhaut wieder durch schlauchförmige Drüsen *(Dr.)* charakterisirt. Diese bieten auch genau dasselbe Bild, wie dies oben schon bei der Lippe beschrieben wurde und sind entweder einfache oder auch verzweigte Schläuche, die mit secernirenden cylindrischen oder becherförmigen Zellen ausgekleidet sind. Die äussere, gegen die Zähne sehende Fläche der Crista gingivalis ist mit lauter solchen Drüsen ausgestattet; von ihr gehen dann lateralwärts Fortsätze aus, welche die Gruben zwischen beiden Zahnreihen des Oberkiefers und die Lücken zwischen einzelnen Zähnen ausfüllen. Dieselben sind ebenfalls mit zahlreichen Drüsen versehen und diese mögen

dieselbe Bedeutung haben, wie sie von Röse (244)[1]) den Gaumendrüsen von Crocodilus porosus zugeschrieben wurde.

Auf dem Boden der Mundhöhle ist die Schleimhaut schlaff und auch die Epithelschicht zeigt sich schwach. Die erstere bildet entlang der Zahnreihe ebenfalls eine Verdickung, welche ebenso mächtig ist wie die Crista gingivalis des Oberkiefers und welche eine reiche Anzahl von Drüsen besitzt.

Im Gebiet des Rachens, also im spaltförmigen tiefen Raum, (Recessus suprapterygoides Holl's), zwischen den beiderseitigen buckelförmigen Musculi pterygoidei (Prominentia muscularis Holl's) sieht man ein geschichtetes Flimmerepithel. Die Zellen sind sehr gross und haben lange Flimmerhaare. Zwischen ihnen findet man auch Becherzellen. An der Basis dieser beiden oberflächlich liegenden Zellen kommen dann einige Reihen von spindelförmigen oder runden Zellen vor. Drüsen fehlen hier. Die Prominentia muscularis selbst ist mit einem geschichteten Plattenepithel überzogen.

Hinter der Prominentia muscularis vertieft sich die Rachenhöhle gegen die Schädelbasis zu, und hier befinden wir uns schon am Anfang des Oesophagus. Das Epithel dieser Uebergangsstelle ist durch auffallend zahlreiche Becherzellen und kurzcylindrische Zellen mit niedrigen Flimmerhärchen ausgezeichnet. Die hier vorkommenden Becherzellen haben auch von Seiten Leydig's bei Lacerta Beachtung gefunden und er nennt sie Schleimzellen.

Als ein Bestandtheil der Schleimhaut kommen an verschiedenen Stellen des Munddarmes eigenthümliche Gebilde vor, die man für Geschmacksorgane hält und die ich weiter unten noch näher besprechen will.

---

1) Röse sagt auf pag. 750: „Glandulae palatinae. Bekanntlich beissen bei Crocodilen die Zähne des Unterkiefers in von Schleimhaut ausgekleidete Knochengruben des Oberkiefers ein, welche zwischen und etwas nach innen von den Alveolen der oberen Zähne liegen“ . . . „In der Schleimhaut, welche die erwähnten Knochengruben auskleidet, finden sich nun constant eine oder mehrere acinöse Drüsen, deren Secret offenbar dazu dient, diese von den Zahnspitzen getroffenen Schleimhautpartien feucht und schlüpfrig zu erhalten.“

Das submucöse Gewebe.

Das submucöse Gewebe ist im Gebiet des Gaumens ziemlich straff und beherbergt zahlreiche Leukocyten; dagegen ist es schlaff am Mundboden sowie im Rachen, und man findet namentlich an letzterem Ort einen grossen Reichthum an Leukocyten und Gefässen. Die Beschreibung Holl's, nach welcher im Bindegewebe der Schleimhaut mächtige venöse Blutgefässe sich eingelagert finden sollen, sodass die Schleimhaut den Charakter eines Schwellorgans erhält, gilt bei Hatteria höchstens für diejenige des Rachens; in der Gaumenschleimhaut habe ich keinen so auffallenden Reichthum an Blutgefässen gefunden. Die Leukocyten (Fig. 10 *Leuk.*) kommen in der Gaumenschleimhaut als kleine Häufchen zerstreut vor und sind in der Rachenschleimhaut mehr diffus verbreitet, sodass ich nicht im Stande war, besondere Tonsillae pharyngeales, pterygoideae, suprapterygoideae etc. zu unterscheiden, wie Holl es bei der Lacerta agilis gethan hat.

Die Bindegewebsbündel sind im Allgemeinen in horizontale und senkrechte einzutheilen. Unter den horizontalen verlaufen die einen in der Richtung von rechts nach links und die anderen von vorn nach hinten.

Zunge (Fig. 11 u. 12, Taf. IX).

Die Oberfläche der Zunge lässt sich in zwei Bezirke theilen, in einen vorderen grösseren und einen hinteren kleineren. Der erstere besitzt lange Papillen und sieht deshalb matt und sammetartig aus, während der letztere nur mit der gewöhnlichen Schleimhaut aus Flimmer- und Becherzellen versehen ist und ein mehr glattes Aussehen darbietet. Die Papillen sind an der dorsalen Oberfläche des Organes lang, werden aber an der lateralen Seite immer kürzer, um dann an der seitlichen, unteren Fläche dem gewöhnlichen Plattenepithel Platz zu machen. Es sind zweierlei Papillen vorhanden; die einen sind nur fadenförmig (Fig. 11 *P. f.*) und zahlreicher vertreten, während die anderen (*P. gu.*) etwas dicker und knopfförmig erscheinen und nur zerstreut auftreten. Holl (119, 120, 121) nennt die erste Art Papilla filiformis und die zweite Papilla gustatoria. In der letzteren sieht man nämlich mehr als eine Cutispapille und auf dieser auch ein Geschmacksorgan liegen.

Die Papillen bestehen aus Hervorragungen des Unterhautge-

webes. In ihnen verlaufen Bindegewebsbündel, vorwiegend in der Längsrichtung, ferner Gefässe und Nerven. Auch quergestreifte Muskelfasern (Fig. 11 *M.*) kommen vor und zwar meist je eine Faser in einer Papille. Sie erreichen beinahe die Spitze der Papillen und gehen dann in Sehnenfasern über, die sich den anderen Bindegewebsfasern beimischen. Pinselartige Ausstrahlung der Muskelfasern scheint nicht vorhanden zu sein. An der Basis der Papillen findet man eine cylindrische oder becherförmige Epithellage. Die Zellen werden aber gegen die Spitze der Papille hin schmäler, länger und kommen mehr schräg zu stehen, wobei ihr verjüngtes Ende winklig gegen die Basis abgebogen erscheint (Fig. 12 *Hz.*). Zugleich wird das Epithel hier mehrschichtig, indem unter den genannten Zellen mehr spindelförmige Elemente auftreten. Auf der Oberfläche der Papille findet sich gewöhnliches Pflasterepithel; selbst die oberflächlichsten Zellen sind aber nicht so stark abgeplattet, sondern es schlagen mehr kubische Formen vor. Alle nach unten folgenden Zellen sind fein gezähnelt. Die genannten Zellen an der Seite und der Basis der Papillen haben den Typus von secernirenden Drüsenzellen und in dieser Hinsicht kann man auch von interpapillären Drüsen (Fig. 11 *Dr.*) sprechen.

So sind die Begriffe Papille und Drüse von jeher schwankend gewesen. Bei Dugès (53) finden wir folgende Bemerkung (S. 361): . . . „et c'est bien à tort qu'on la (= la langue du lézard) décrit partout comme sèche, presque cornée et dépourvue de papilles". Leydig (169) sprach ausschliesslich von Papillen, ohne auf die Drüsen Rücksicht zu nehmen, dagegen schenkte schon Seiller (259) den letzteren seine Aufmerksamkeit, meinte aber, dass die interpapillären Räume, obgleich sie physiologisch gleiche Funktion besitzen, wie die Drüsen, nicht als solche bezeichnet werden dürfen, sondern dass es sich hier vielleicht um eine morphologische Uebergangsstufe zur Drüsenbildung handele, und in ähnlichem Sinne äusserte sich auch Holl (119) bei der Salamanderzunge, indem er meint, dass diese, obgleich sie an sich ein drüsiges Organ darstellt, bei Beachtung ihrer Papillen aber auch als ein mächtiger papillärer Körper betrachtet werden könnte. Dieser Auffassung trat Gegenbaur (82) entschieden entgegen und behauptete, dass die Papillen nichts weniger als die Höhe der Länge der Drüsen haben, wenn man nicht etwa das zwischen den benachbarten Drüsenlumina be-

findliche Gewebe zu der auf der freien Fläche befindlichen Papille rechnen wolle.

Bei der Hatteria liegt das nämliche Verhältniss vor, sodass es schwer ist, Papille und Drüse scharf zu unterscheiden; wir stehen hier offenbar einem Uebergangsstadium gegenüber, aus welchem dann die beiden Gebilde höherer Art hervorgehen.

Bezüglich der Epithelbekleidung der Zunge lauten die verschiedensten Angaben mit Ausnahme weniger Punkte fast alle übereinstimmend.

Leydig (169) führt an, dass der zellige Belag bei Eidechsen über die ganze Zunge weg ein geschichtetes Plattenepithel sei, welches besonders dick gegen die zwei Gabelspitzen werde und diesen Theilen etwas Steifes, Hornartiges verleihe und weiter, dass auf jeder Papille die epitheliale Lage deutlich in Horn- und Schleimschicht sich scheide.

Bei Emys europaea besteht nach Schulze (258) die Hauptmasse der geschichteten Epithelpartie aus unregelmässig eckigen Stachel- und Riffzellen der gewöhnlichen Art, welche in der obersten, die freie Fläche erreichenden Lage ähnlich den gleich gelagerten Zellen der Froschhaut dünne hyaline Randsäume zeigen. Je näher den vertieften Stellen, desto länger und prismatischer werden diese Elemente, verlieren ihre Stacheln und Riffe und stellen endlich an den einschichtigen Regionen des Zungenepithels Cylinderzellen dar, welche übrigens, wie die obersten Zellen der benachbarten geschichteten Lagen, einen dünnen hyalinen Endsaum führen. Zwischen den Epithelzellen liegen auch Becherzellen.

Nach Machate (178) tritt das Epithel von Emys europaea bald in der Form eines Cylinderepithels, bald in der Form eines Pflasterepithels auf, während zahlreiche Uebergänge beide Extreme mit einander verbinden sollen. Die von Schulze beschriebenen hyalinen Randsäume waren bei einem Thier an den Stellen, wo das Pflasterepithel am deutlichsten ausgesprochen war, nicht zu bemerken; erst an den Uebergangsstellen, also an den Seiten der Wülste, sah er Bilder, die mit denen von Schulze in Einklang zu bringen waren und bei einer dritten Zunge endlich, deren epithelialer Ueberzug aus Cylinderzellen bestand, konnte er sich auch von dem Vorkommen der genannten Säume überzeugen.

Aus der Arbeit von Minot (193) lässt sich Folgendes entnehmen: „The tongue is covered by a stratified epithelium, which is thinnest and simplest posteriorly, but is thickened towards the tip, where it is further characterized in reptiles, birds and mammals, by two peculiarities: 1) the formation of epidermal papillae or follicles which project into the dermis; 2) the presence of enlarged transparent vesicular nuclei, which might at the first glance of a microscopical examination, be readily taken for the sections of vessels or gland ducts. —"

Holl (121) erwähnt, dass die Falten der Zunge mit Pflasterepithel und die Krypten derselben mit Becherzellen überzogen sind, und dass die Unterfläche der Zunge aus einem geschichteten Pflasterepithel besteht, welches vorn an den Spitzen verhornt ist.

Die ausführlichen Untersuchungen von v. Seiller (259) bei Anguis, Pseudopus und Lacerta haben Resultate ergeben, welche sich mit den oben erörterten im Wesentlichen decken; er suchte ferner noch zu erweisen, dass die Becher- und Cylinderzellen nicht ganz verschiedene Gebilde seien, sondern dass die ersten aus den letzten hervorgehen und dass die Becherzellen nicht immer die Form eines Bechers darstellen, da ihre Form von der Funktion des inneren Druckes der Flüssigkeit, der Schwere, der Gleichmässigkeit der Elasticität des Häutchens abhänge.

Meine Befunde bei der Hatteria lassen sich nun mit den genannten Angaben im Wesentlichen ebenfalls in Uebereinstimmung bringen. Die Verhornung der Epithelzellen, für welche Leydig (169) und zum Theil auch Holl (121) eingetreten sind, kommt aber bei der Hatteria noch nicht zu Stande. Die hellen Randsäume Schulze's (258) habe ich auch an den Stellen des mächtigsten Pflasterepithels bei den obersten Zellen (Fig. 12 *Ep.*) gesehen; ich bin geneigt, sie für den Ausdruck der Verdichtung der Zellwände und somit für die Vorstufe, aus welcher sich dann Cuticular- und Flimmersaum entwickeln, zu halten.

Muskulatur der Zunge.

Leydig (169) erwähnt bei der Zunge der Lacerta agilis als längsverlaufende Muskeln:

a) eine zusammenhängende Schicht gegen die Schleimhaut hin, welche oben nur von den in den Papillen aufsteigenden Muskelbündeln durchbrochen wird,

b) zwei grosse, wohl abgegrenzte Muskeln, welche an der Unterseite der Zunge von hinten nach vorn verlaufen, und

c) die durch die ganze Zungensubstanz zerstreut verbreiteten Längszüge; ausserdem erwähnt er noch senkrechte Bündel oder die Ausstrahlungen des Musculus genio-glossus und schliesslich noch quere Faserzüge, nach oben gegen die Schleimhaut hin, und setzt hinzu, dass alle die aufgezählten Bündel mannigfach sich durchkreuzen und durchflechten.

Die Beschreibungen von Minot (193) und Kathariner (132) von den Zungen von Chamaeleon entfernen sich so weit von dem Verhalten bei der Hatteria, dass ich sie wohl übergehen darf.

Bei der Hatteria (Fig. 13, Taf. X) nun habe ich in der Zunge drei gut getrennte Muskeln unterscheiden können; sie sind:

1. Musculus genio-glossus (*ge. gl.*); dieser ist ein verhältnissmässig dünner, aber breiter Muskel, welcher von der Innenfläche des vorderen Kieferwinkels entspringt und nach ganz kurzem Verlauf in die Substanz der Zunge eintritt, und zwar so, dass die vordersten Fasern den kürzesten und kleinsten Bogen beschreiben, indem sie gleich in die Zunge eintreten, während die folgenden Fasern, welche nach dem hinteren Theile der Zunge zustreben, umso länger werden und umso grössere Bogen beschreiben. Endlich kommen auch solche Fasern vor, welche nicht mehr die Zunge erreichen, sondern ganz verjüngt, nach hinten dem Musculus hyoglossus auflagernd enden. Alle diejenigen Fasern, welche in der Zungensubstanz ihre Endigung finden, treten von der Seite her auf die dorsale Oberfläche des Organes, kreuzen sich meist mit den von der anderen Seite kommenden, entsprechenden Fasern und ordnen sich zugleich in transversale und schräge Züge. Die ersteren gehen nach der entgegengesetzten Seite und die letzteren streben mehr zu der Oberfläche des Organs. Beide steigen dann in die Papillen auf.

Als eine Beimischung dieses Fasersystems (*Tr.*) sah ich in einigen Präparaten, bei welchen die mittlere Bindegewebsscheidewand mächtig entwickelt war, von dieser selbst auch transversale Fasern entspringen, horizontal verlaufen und nach den seitlichen Papillen hinziehen.

2. Musculus hyo-glossus (*hy. gl.*). Dieser nimmt vom Keratohyale seinen Ursprung und durchsetzt die Zunge in deren Längs-

richtung. Die beiderseitigen Muskeln sind durch eine Bindegewebsscheidewand, Raphe (*Sp.*), getrennt und liegen zwischen dem Musculus genio-glossus und dem Musculus basi-hyalis proprius. Ihre Fasern treten successiv an die Oberfläche und verjüngen sich in dem Maasse nach dem vorderen Ende der Zunge hin.

3. Musculus basi-hyalis proprius (*B. hy.*). Derselbe bildet einzig und allein ein circuläres Fasersystem um das Os entoglossum. Die beiderseitigen Muskeln sind auch durch das mittlere Bindegewebsseptum (*Sp.*) geschieden, von welchem sie ihren Ursprung nehmen. Im Bereich des Os entoglossum gruppiren sie sich um dasselbe und im weiteren, vorderen Theil, wo das genannte Gebilde fehlt, bilden sie einen vollständigen Ring, indem dann die beiderseitigen Fasern an der ventralen Mittellinie sich kreuzen (×).

Die von Leydig (169) betonte Durchflechtung aller Zungenmuskeln kommt bei Hatteria nicht vor. Die genannten Muskeln der Hatteria-Zunge lassen sich auch wohl präparatorisch isoliren, und es kreuzen sich nur die Endfasern der beiderseitigen Musculi genio-glossi, sowie ein kleiner vorderer Theil der Musculi basi-hyalis proprii in der horizontalen Richtung, dagegen in der senkrechten die Fasern des Hyoglossus mit denen des Genio-glossus.

Das Os entoglossum endlich ist die in der Zungensubstanz eingebettete vordere Fortsetzung des Basi-hyale und besteht aus hyalinem Knorpel.

Zähne.

Während die Zähne der Saurier nach Hoffmann (117) aus den gewöhnlichen drei Elementen, Dentin, Schmelz und Cement, zusammengesetzt sind, will Tomes (290, 291, 292) das letzte Element bei Eidechsen und Schlangen vermisst haben und Leydig (168) hat bei dem letztgenannten Thier auch keinen eigentlichen Schmelz gefunden, wohl aber eine Cuticula; dagegen gibt Santa Sirena (249) an den Seiten der Zähne von Lacerta agilis noch sogenanntes falsches Cement an, dessen Existenz aber von Hoffmann (117) bezweifelt wird.

Die Zähne (Fig. 14, Taf. IX) der Hatteria scheinen hauptsächlich aus Dentin (*D. r.*) zu bestehen; die langen und einigermaassen geschlängelten Dentinröhrchen erstrecken sich von der Pulpahöhle (*P. h.*) bis zur äusseren Fläche des Organes, wo sie ganz verjüngt enden. Ein Netz mit einander anastomosirender

Röhren an der Peripherie, wie von Hoffmann (117) bei den Eidechsen angegeben, existirt nicht; ebensowenig habe ich mich vom Vorkommen von Schmelz überzeugen können; sowohl bei meinen geschliffenen wie bei meinen entkalkten Präparaten war keine Spur davon zu entdecken, wohl aber ein ganz dünner Ueberzug aus einer stark lichtbrechenden gelblichen Substanz, wahrscheinlich die von Leydig (168) sogenannte Cuticula. Auch das eigentliche Cement existirt nicht; das Dentingewebe geht unmittelbar in die Knochensubstanz über (×); Dentinröhrchen und Knochenkörperchen (*K. K.*) liegen beisammen, sodass wir es hier offenbar mit Osteodentin zu thun haben, und ich kann mich auf den bekannten Satz Röse's (243) berufen, welcher dahin lautet, dass Knochen und Zahnbein keine principiell verschiedene Gewebe, sondern nur Modifikationen einer und derselben Gewebsgattung seien. Das Fehlen von Schmelz bei der Hatteria wird selbstverständlich das Abschleifen der Zähne mit sich bringen, und so sind die Zähne eines alten Thieres nicht mehr vorhanden, eine Thatsache, die Günther (94) schon betont, und die ich auch bestätigt habe.

Die Pulpahöhle communicirt mit der Markhöhle des Knochens. Ihr Gewebe ist feinfaserig, bindegewebig, enthält ausser Leukocyten auch noch feine Gefässschlingen, spärliche Fettzellen, kurz ein Gewebe cytogenen Charakters. Ihre Wand ist mit langkernigen Odontoblasten belegt, welche sehr an die mit Zahnkanälchen in Verbindung stehenden Cylinderzellen Santa Sirena's (249) erinnern. Von den Leukocyten lassen sich wenigstens zweierlei Arten unterscheiden, diejenigen mit einem runden kleinen Kern und blassem Protoplasma und die anderen von so stark granulirtem Inhalt, dass der Kern dadurch verdeckt wird.

Von den Drüsen in der Mundhöhle im Allgemeinen.

Leydig (169) unterscheidet bei der Eidechse eine Unterzungendrüse und eine Lippendrüse. Die erstere bildet nach ihm einen zwischen der Innenseite der Unterkinnlade und der Zunge liegenden starken Wulst, welcher sich aus einer Anzahl von Drüsen zusammensetzt, die wieder von vielen Schläuchen bestehen, deren Ausführungsgänge quer gerichtet in die tiefe Furche zwischen dem ganzen drüsigen Wulst und der Zunge münden. Eine jede Drüse besteht aus zwei etwas verschiedenen

Parthien, aus einer grösseren oberen Masse mit hellem Epithelüberzug und einer hinteren mit dunklen Zellen. Die zweite Art, die Lippendrüse, liegt an der äusseren Seite des Unterkiefers und stellt ebenfalls eine Zusammenhäufung von zahlreichen kleinen Drüsen dar. Die Schläuche sind jedoch gewunden und zusammengeschoben, sodass das Bild im Ganzen an traubige Drüsen erinnert. Bei der Blindschleiche fand er noch eine Gaumendrüse. Dieselbe liegt paarig am Gaumen unterhalb der die Vomera überziehenden Schleimhaut und besteht aus kurzen, dicht zusammengeschobenen Bälgen.

Fischer (70) fand bei Heloderma horridum Wiegm. eine enorm entwickelte Unterkieferdrüse, die nach Hoffmann (117) wahrscheinlich der Unterzungendrüse Leydig's gleichwerthig ist; in der ganzen Oberkieferparthie dieses Thieres wurde sonst keine Drüse nachgewiesen.

Bei Lacerta agilis hat Holl (121) viele Stellen angegeben, wo seine sogenannten „Krypten" vorkommen. So fand er dieselben am vorderen Ende des Recessus tubarius, an der Fossa pterygoidea, dem Recessus suprapterygoideus und an der Basis cranii hinter der Insertion des Septum choanae. Obwohl er in seinem anderen Aufsatz die Krypten von den Drüsen ganz unterschieden hat, so sieht er die ersten doch hier als Ersatz der fehlenden Gaumendrüsen und zwar, wie ich glaube, mit Recht. In den Krypten finden sich nach ihm massenhaft Becherzellen, namentlich mit glashellem Inhalt.

Reichel (239) unterscheidet bei den Sauriern seitliche und mediane Gaumendrüsen, ferner Zungendrüsen, Unterzungendrüsen sowie Lippendrüsen. Die seitlichen Gaumendrüsen finden sich in der den Gaumenfortsatz des Oberkiefers deckenden, etwas gewulsteten Schleimhaut und setzen sich aus zahlreichen kleinen Drüsen zusammen. Vorn sind sie schmal und werden nach hinten mächtiger; vorn finden sich drei bis fünf Drüschen, hinter den Choanen aber zwanzig. Diese letzteren haben einen acinösen Bau. Die mediane Gaumendrüse beginnt kurz vor den Choanen, liegt in der die von Vomer und Palatinum gebildete Mittelplatte Born's bedeckenden Schleimhaut und endet hinter der Einmündung der Choanen; die Drüse ist auch vorn schmal und hinten breit. Die Zungendrüsen sind ähnlich wie bei den Amphibien, bei welchen sie senkrecht in die Tiefe eindringende,

nur wenig verzweigte Schläuche mit mässig hohem, wenig granulirtem Cylinderepithel darstellen. Die Unterzungendrüsen stellen einen Complex zahlreicher kleiner Drüschen von zusammengesetzt tubulösem Bau dar; sie sind paarig und ziehen, vorn in der Medianlinie einander berührend, nach hinten zu beiden Seiten der Zungenbasis. Die Lippendrüse setzt sich aus einer Summe zahlreicher kleiner, durch ein gemeinsames bindegewebiges Gerüst zu einer einzigen Masse zusammengehaltenen Drüschen zusammen und umgiebt, die ganze Ober- resp. Unterlippe einnehmend, den Kiefer halbkreisförmig. Vorn im Praenasalraum bildet sie eine Art Schnauzendrüse, die mit zahlreichen, etwas medianwärts verlaufenden Ausführungsgängen auf der dem zahntragenden Theile des Os intermaxillare gegenüberliegenden Schleimhaut der Oberlippe ausmündet.

Das Vorkommen und die Ausbildung der in Frage stehenden Drüsen sind nach den einzelnen untersuchten Arten verschieden. Während die mediane Gaumendrüse bei Anguis vorkommt, fehlt sie bei anderen deutschen Sauriern, sowie bei Iguaniden, Scinken und Amphisbaenen. Auch Oberlippendrüsen werden bei Geckonen und Scinken vermisst.

Bei der Hatteria kommen keine gesonderte, d. h. zu circumscripten Massen vereinigte Drüsen vor. Es handelt sich hier nur um jene ausgedehnten Einsenkungen der Lippenschleimhaut, welche hinter der Uebergangsstelle der äusseren Haut in die Schleimhaut mit isolirten Oeffnungen ausmünden. Im Uebrigen findet man nur kleine Drüsen in Form von Einsenkungen oder Krypten an den schon genannten Stellen, d. h. an den Lippen, am Gaumen, in der Zunge und am Boden der Mundhöhle. Eine eigentliche Schnauzendrüse ist auch nicht vorhanden; an ihrer Stelle sieht man nur eine dichtere Gruppe jener Einsenkungen.

Man darf vielleicht eine Beziehung zu den Vorreptilien bezw. zu den Amphibien erblicken, bei welchen es bekanntlich, abgesehen von der Glandula intermaxillaris, ebenfalls noch zu keinem zu compakten, einheitlichen Massen gruppirten Mundhöhlendrüsen kommt.

Merkwürdiger Weise habe ich auch im Recessus supra pterygoideus, und an der Basis cranii, also an Stellen, welche

Holl als Sitz der Krypten bezeichnet, dieselben vermisst; statt deren fand ich aber daselbst auf der Schleimhaut neben den Flimmerzellen auffallend zahlreiche Becherzellen, die vielleicht, um mich mit den Holl'schen Worten auszudrücken, zum Ersatz der fehlenden Krypten dienen.

Drüsen von acinösem Typus lassen sich nirgends in der Mundhöhle ausfindig machen, auch wenn man die Bezeichnung „acinös" nicht in so strengem Sinne auffasste, wie es Flemming mit vollem Rechte that.

Was nun den Bau der Drüsen anbelangt, so sind sie im allgemeinen einfache oder verzweigte Schläuche, die aussen vom Bindegewebe umgeben sind und innen aus einem Drüsenkörper bestehen, der von einer Schicht cylindrischer oder becherförmiger Zellen überzogen ist. Letztere verändern sich allmählich gegen die Drüsenmündungen zu und gehen dann in das Deckepithel über, wie ich dies oben bei der Zunge beschrieben habe. Der Zellinhalt lässt sich durch Saffranin, Biondi'sche Flüssigkeit, Delafield'sches Hämatoxylin gut färben. Der Farbenreaktion nach unterscheidet er sich also nicht von der Schleimsubstanz. Ob aber dieses Secret eine besondere Wirkung für die Verdauung besitzt, lasse ich dahingestellt.

Verbreitung und Bau von Geschmacksorganen.

Leydig (169), der Entdecker dieser Organe bei den Reptilien, fand sie bei Lacerta, sowie bei Anguis und Pseudopus sehr zahlreich in der Schleimhaut des Gaumens, vermisste sie aber schon in der Rachenhöhle, sowie im Schlund und in der Zunge. Nach ihm besteht das Organ aus äusseren Epithelial- oder Wandzellen und inneren Elementen, welche er mit den ebenfalls von ihm in der Epidermis entdeckten Schleimzellen in Vergleich zu bringen suchte. Die zugehörigen Nervenfasern enden genau unterhalb des Organes im Bereich jener Körper, welche nach ihm Endkolben genannt werden können, und treten nicht in das Organ selbst ein.

Machate (178) fand sie auch in der Zunge von Emys europaea, und das Organ besteht hier aus vielfach beschriebenen Deck- und Geschmackszellen. Seine Abbildung Fig 1, Taf. XXVIII hat eine geringe Aehnlichkeit mit demjenigen, von dem hier die Rede ist

Holl's (121) genaue Untersuchungen haben hierüber Folgendes ergeben: Die Geschmacksorgane finden sich bei Lacerta agilis zahlreicher in der vorderen Abtheilung des Mundhöhlendaches, stehen in mehreren Bogenreihen hinter der Praemaxilla, in drei sagittalen Reihen auf der Crista palatina mediana, und erstrecken sich von hier aus auf das Tuberculum palatinum, in dessen medianer Gegend sie in mehreren Reihen erscheinen, während sie an den Rändern nur in einer Reihe angetroffen werden. In sagittal gestellten Doppel-, ja selbst dreifachen Reihen stehen sie auf den längs verlaufenden Schleimhauterhebungen bis an deren hintere Enden, die der Cristae gingivales meist dicht neben den Zähnen und oft paarweise; ferner liegen sie auf dem Pterygoid, an dem hinteren Abschnitte der Crista palatina medialis sowie an der hinteren Rachenwand. Bezüglich des feineren Baues dieser Organe vermochte Holl die früher schon bekannten Befunde nur zu bestätigen. Was er hier als bekannt voraussetzt, weiss ich allerdings nicht; er hat aber zwei Jahre vorher bei demselben Organe der Salamandra maculata (119) eine sehr ausführliche Beschreibung gegeben: „Das fast cylindrische Organ ist seitlich von Kolbenzellen — d. h. modificirte gewöhnliche Epithelzellen — umgeben und setzt sich zusammen aus durch fein granulirten Protoplasmasaum ausgezeichneten Basalzellen sowie aus das eigentliche Geschmacksorgan aufbauenden Zellen. Die letzteren gehören zwei Gattungen von Zellen an; die einen sind nämlich schlanke Cylinderzellen und die anderen solche, welche central- und peripherwärts in fadenartige Fortsätze auslaufen (Schulze's Sinneszellen). Zwischen den erstgenannten Basal-Zellen liegt eine streifige Masse, in welche von oben die fadenartigen Fortsätze der Sinneszellen und von unten die feinsten Ausläufer des doppelt contourirten Nervenstämmchens, welch letzteres in der Nähe der Basalzellen sein Mark verliert und anscheinend in ein System allerfeinster Fäden zerfällt, eindringen. An Isolationspräparaten sah er ausser den inneren Sinnen- und den äusseren Cylinderzellen noch zwei Arten von Zellen. Die einen sind Stützzellen, die aus einem elliptischen Körper mit einem protoplasmatischen Fortsatz bestehen und zwischen den Cylinderzellen in der Tiefe derselben verborgen liegen. Die anderen sind Gabelzellen, ebenfalls ein elliptischer Körper mit inneren verzweigten und zwei

äusseren homogenen Fortsätzen, welche letztere die äussere Oberfläche des Organes erreichen und mit dem Cuticularrand der Cylinderzellen fest verklebt sind.

Zu einem ähnlichen, doch in einzelnen Punkten abweichenden Resultat führt die neuere Untersuchung von Hermann (112) beim Kaninchen. Nach ihm setzt sich das Organ ebenfalls zusammen aus Stütz-, Basalzellen sowie aus Neuroepithelien. Die Stützzellen sind vollsaftige, kräftig contourirte pyramiden- oder spindelförmige Elemente ohne eigentlich bestimmte Anordnung. Sie lassen sich jedoch in äussere und innere Zellen eintheilen. Die äusseren Zellen (Pfeilerzellen) liegen vorwiegend peripher, haben ein feinmaschiges Netz im Protoplasma, sind pyramiden- oder spindelförmig und nach aussen mit einem feingestrichelten Cuticularsaume versehen, während die zweite Art der Zellen (Stabzellen) dicht granulirt, aber graciler ist, eine lang ausgezogene Cylinderform besitzt und des stiftchenförmigen cuticularen Aufsatzes entbehrt. Die Basalzellen sind von fein granulirtem Aussehen und mit ellipsoidem Kern versehen. Sie senden dichotomisch sich theilende Fortsätze, welche unter sich wie mit dem Schleimhautstroma in Verbindung stehen und ferner in Protoplasmafortsätze der Stützzellen sich fortsetzen. Die Neuroepithelien sind spindelförmige Zellen mit einem centralen fadenförmigen und einem breiteren mit einem Cuticularstiftchen ausgerüsteten peripheren Fortsatze.

Bei der Hatteria nun kommen die Geschmacksorgane (Fig. 15 u. 16, Taf. IX u. X) an sehr verschiedenen Stellen vor. Am zahlreichsten findet man sie in der Schleimhaut des Gaumens, vorwiegend an den mit Pflasterepithel bedeckten verdickten Stellen, so auf den Cristae palatinae und gingivales. Dass ihre Sitze bestimmte Bogenreihen beschreiben, konnte ich nicht nachweisen. Auf einem kleinen Flachschnitt der Gaumenschleimhaut (Fig. 15) sieht man fünf, sechs, zehn oder noch mehr Organe (*S. B.*) gruppirt. Auf den Zungenpapillen wird ihre Anzahl bereits weniger, um dann in der Schleimhaut des Rachens noch mehr abzunehmen; indessen selbst am Eingang des Kehlkopfes und weiter unten im Oesophagus zwischen den Flimmerepithelien fehlen sie doch nicht ganz. Ich fand sie ferner noch in einigen Schnitten der Lippe, und zwar an deren inneren Seite.

Das Organ hat die Form einer Flasche, mit deren breitem

Grund es auf der Cutis aufsitzt, während seine kleine Oeffnung mit dem verjüngten Hals nach aussen mündet. Das Ganze ist sonst allseitig von den Epithelzellen umgeben. Im Grunde des Organes findet man die Anhäufung kleiner rundlicher Kerne. Sie gehören zweierlei Arten von Zellen an. Die einen (*A.* Fig. 16) von ihnen sind sehr fein granulirt und nehmen durch die Färbung mit Picrocarmin einen gelbröthlichen Ton an. An der Stelle des Kernes bildet ihr Leib nur noch einen ganz schmalen Saum um denselben, verlängert sich aber in Form eines sehr langen dünnen und etwas geschlängelten Bandes nach der Oeffnung des Organes, um dann an der Mündung mit feinen Cilien zu enden [1]). Die anderen Zellen (*B.* Fig. 16) sind ganz hell und viel breiter als die ersten. Um den Kern bildet ihr Leib eine breite Hülle, sodass sie hier wie Bläschen aussehen. Ihr heller Körper dehnt sich aber auch nach der äusseren Oeffnung aus und endet fein zugespitzt. Die ganze Gestalt dieser Zelle ist demnach pyramiden- oder kegelähnlich. Die beiden Zellarten schicken auch nach der Cutis zu etwas kürzere Fortsätze. Ihre Anordnung ist nicht regelmässig, so treten die einen wie die anderen bald an der Peripherie, bald im Inneren des Organes auf. Die Zahl beider verhält sich aber ungefähr wie 1 : 3, zu Gunsten der ersten Art. Ausserdem sah ich im Längsschnitt des Organes bei einer starken Vergrösserung einige stark lichtbrechende Fäden nach der äusseren Oeffnung zu gewunden verlaufen. Im Querschnitt erscheinen sie als runde Punkte. Sie erinnern somit an nervöse Axencylinderfortsätze. Ob sie aber wirklich solche darstellen, konnte ich nicht entscheiden. Ebensowenig vermochte ich die Formbeschaffenheit der Basalzellen (*C. C.* Fig. 16) genauer festzustellen. Allerdings sah ich mehrere Kerne an der Basis des Organes, doch boten die Zellen eine so wenig charakteristische Form dar, dass man sie von den quer oder schräg geschnittenen Zellen der oben erwähnten beiden Arten nicht unterscheiden konnte. Wie die einzelnen Formelemente sich auch verhalten mögen, so dürfte man doch das Organ wohl mit demjenigen von Lacerta in die Parallele stellen.

1) Die Cilien sind auf der Zeichnung nicht sichtbar.

Oesophagus.

Das Epithel des Oesophagus bei Emys europaea wurde von Schulze (258) als ein einfaches Flimmerepithel mit reichlichen und ziemlich gleichmässig vertheilten Becherzellen beschrieben, dagegen giebt Machate (178) an, dass man es hier mit einem geschichteten Flimmerepithelium zu thun habe, indem er daselbst mehr als zwei Lagen von Zellen fand. Zu unterst, also nächst der Mucosa, sind rundlich eckige Zellen mit runden Kernen vorhanden, die mit breiter Basis ihr aufsitzen und nach oben abgerundet oder in eine Spitze ausgezogen enden. Auf diese Lage folgen meist zwei, selbst drei Lagen länglicher Zellen, die oft an beiden Enden spindelförmig ausgezogen sind, und darauf kommen dann hohe cylindrische Zellen, die an ihrer Oberfläche flimmern — eine Angabe, die von Hoffmann (117) bestätigt wurde (bei Emys europaea und bei anderen Emyden) und die auch mit der von Leydig (169) schon bei deutschen Sauriern gemachten im Wesentlichen übereinstimmt. Auch Partsch (223) führt an, dass die Schleimhaut des Oesophagus der Lacerta mit einem aus Becher- und Flimmerzellen gemischten Epithel überzogen ist, und ebenso auch bei Coluber natrix und Vipera berus. Etwas anders äussert sich Langley (159) bei Coluber natrix: „The epithelium of the Oesophagus near the stomach consists of long and unusually thin cylindrical cells, which have at their free ends suffered some amount of mucous metamorphosis.“ Trinkler (294) hält sich nun mit seinen Angaben in der Mitte beider Ansichten; er fand nämlich im Oesophagus von Tropidonotus natrix (wahrscheinlich dasselbe wie Coluber natrix von Partsch) unter den Becherzellen auch solche, welche nach oben geschlossen oder mit Flimmerhärchen versehen waren und will Cylinder- und Becherzellen für identisch halten.

Bezüglich weiterer Bestandtheile des Oesophagus berichtet Machate (178) von Emys europaea, dass die Mucosa und Submucosa von einer grossen Masse lymphoider Zellen durchsetzt seien, welche bald in Form von Follikeln auftreten, bald aber diffus zerstreut sind, und dass Muscularis mucosae und Drüsenbildungen ganz vermisst werden. Die letzteren wurden aber von Hoffmann (117) bei Clemmys, Testudo und noch manchen anderen Seeschildkröten gefunden. Bei

der Clemmys nämlich existirt im unteren Theil des Oesophagus eine grosse Anzahl von sack- oder schlauchförmigen Drüsen, sowohl in den Falten selbst als auch in den Thälern zwischen denselben. Die Drüsen selbst waren mit einem Cylinderepithelium überzogen. Muscularis mucosae hat auch er in den meisten Fällen vermisst. Aus der Arbeit von Gillette (85) lässt sich Folgendes entnehmen: „L'oesophage y est généralement large et pourvu d'une tunique musculaire plus épaisse que dans les autres partie inférieure, on y rencontre adossées une grande quantité de glandes en grappe qui débordent la muqueuse pour se creuser un nid dans la couche musculaire." Welche Art von Reptilien Gillette untersucht, ist nicht angegeben.

Bei Coluber natrix sagt Langley (159): „There are no proper oesophageal glands; there are some few dippings down of the surface epithelium, but the cells do not markedly change in character.

Bei den Sauriern betont Leydig (169) das Fehlen der Drüsen, ebenso auch Partsch (223).

Das Verhalten des Organes (Fig. 17 u. 18, Taf. XI) bei der Hatteria ist nun folgendes: Die Wand des Oesophagus besteht aus den gewöhnlichen Schichten, d. h. Mucosa, Submucosa, Muscularis und Serosa.

Das Epithel ist ein geschichtetes Flimmerepithel, welches aus einigen Reihen von rundlichen (Fig. 17 *R.*), spindelförmigen (Fig. 17 *Sp.*) sowie hohen bewimperten Zellen (Fig. 17 *F.*) besteht. Zwischen den gewöhnlichen Flimmerzellen finden sich zahlreiche Becherzellen (Fig. 17 *B.*); sie sind aber nicht überall so gleichmässig vertheilt, wie Schulze (258) es angiebt, sondern ihre Vertheilung hängt von den Theilen ab. Im oberen sowie im mittleren Theil des Oesophagus nämlich zeigt die Anzahl beider Zellarten keine bedeutende Differenz; bald überwiegen die einen Elemente, bald die anderen. Im unteren Theil aber, also an der Magengrenze kommen lauter cylindrische Zellen mit hellem Inhalt und einem an die Basis gerückten Kern vor (Fig 18 *Ep.*), und nur sehr selten findet man bewimperte Zellen. Ich halte die erste Zellart auch für eine modificirte Form der Becherzellen, und dass dieselben eine cylindrische Form aufweisen, lässt sich wohl durch locale Verhältnisse erklären. Hierzu könnte man auch den Satz von v. Seiller (259) heran-

ziehen: „Die Cylinderzellen entstehen da, wo auf einer Oberfläche die triangular geordneten Zellkugeln dicht gedrängt stehen und nun sehr energisch wachsen; durch gegenseitigen Druck entstehen sechsseitige Prismen mit platten Basal- und ebensolchen Seitenflächen, aber convexen Aussenflächen."

Im Uebrigen besteht die Mucosa aus feinfaserigem Bindegewebe und enthält auch viele Lymphzelleneinlagerungen. Ich fand sie im unteren Theil des Oesophagus häufig zu einem Haufen gruppirt (Fig. 18 *Leuk.*) vor. Eine Muscularis mucosae kommt auch vor, aber nicht in der ganzen Strecke des Oesophagus. Etwa von der Mitte desselben an treten die Muskelfasern auf und ordnen sich in die inneren circulären und die äusseren longitudinalen (Fig. 18 *M. M. c.* und *M. M. l.*). Die inneren Fasern gehen auch in die Schleimhautfalten ein. Zwischen ihnen und der Schleimhaut liegt eine relativ dicke Schicht Bindegewebe, sodass die ersten dadurch etwas verwischt werden; doch kann man sich von ihrer Existenz sicher überzeugen.

Die Submucosa ist ziemlich locker aufgebaut.

Die eigentliche Muskelschicht (Fig. 18 *M. c.* u. *M. l.*) ist auch mächtig und besteht wiederum aus inneren circulären und äusseren longitudinalen Fasern. Merkwürdiger Weise bilden die letzteren manchmal isolirte Bündelgruppen, die von einander ziemlich weit entfernt liegen, und erzeugen dadurch auf der Serosafläche entsprechende Leisten.

Derjenige freie Theil der Serosa, welche den Oesophagus mit der Leibeswand verbindet, ist wenigstens im unteren Theil (also in dem dem Magen näher liegenden Theil) muskelhaltig. Auf dem Flächenbilde einer solchen Membran sieht man dann mehrere Balkensysteme glatter Muskelfasern (Fig. 19, Taf. XI) hinziehen, ein Verhalten, welches Leydig (169) schon im Mesenterium der Saurier nachgewiesen hat. In einem Präparat konnte ich den Zusammenhang der in Rede stehenden Muskelfasern mit den äusseren Fasern der Muscularis nachweisen. Im subserösen Gewebe kommen fast keine Pigmentzellen vor.

Drüsen finden sich nirgends, und werden sehr wahrscheinlich von den zahlreichen Becherzellen vertreten, welche mit Vorliebe in den Schleimhautvertiefungen gruppirt liegen.

Uebergangsstelle des Oesophagus in den Magen.

Hier ist die innere circuläre Schicht der Tunica muscularis auffallend mächtig ausgebildet. Auf einem Längsdurchschnitt dieser Stelle sieht man ihre Höhe bedeutend zunehmen, um dann gegen den Magen zu schwächer zu werden. Die mächtige Entwickelung dieser Kreismuskulatur scheint die Verengerung des Schleimhautlumens, wenn auch nicht bedeutend, so doch immerhin zu beeinflussen. Auch die Schleimhautfalten werden an dieser und der nächstfolgenden Stelle etwas höher und sind auffallender Weise von Lymphzellen dicht infiltrirt. Hinter dieser Stelle sieht man bereits die ersten Anfänge der Magendrüsen auftreten. Das Epithel setzt sich ohne Veränderung seiner morphologischen Beschaffenheit continuirlich fort.

Magen. Epithel.

Nach Schulze (258) besteht das Epithel des Magens aller Wirbelthiere aus Cylinderzellen, welche oben offen sind. Sie stellen alle vielseitige Prismen oder Pyramiden dar, zwischen deren unteren Enden andere unregelmässig geformte Zellen liegen. Ob sie zu den Becherzellen gerechnet werden dürfen, erscheint ihm zweifelhaft, da er nämlich die bauchige Theca und deren obere Verengerung vermisst hat.

Leydig (169) erwähnt nur, dass das Magen-Epithel der Saurier aus nicht flimmerndem Cylinderepithel besteht.

Partsch (223) findet, dass die Cylinderzellen stets einen langen schwach granulirten protoplasmatischen Fortsatz haben, über dem in einer bauchigen Erweiterung der Kern liegt und dass sie nach oben ein wenig sich verbreitern und hier stets offen sind.

Machate (178) sah bei Emys europaea an Osmiumpräparaten zwei gesonderte Parthien an einer Zelle, von denen die obere, der Pfropf, aus einer klaren durchsichtigen Masse besteht und etwa ein Drittel der Zellenlänge einnimmt, während die untere protoplasmatische Parthie dunkelkörnig aussieht und etwa in der Mitte ihrer Höhe einen ovalen Kern besitzt.

Hoffmann (117) bestätigte diese Angabe Machate's und er selber bekam durch Maceration der Schleimhaut in Müller'scher Flüssigkeit prächtige Becherzellen zu Gesicht.

Motta Maia und Renaut (195) bezeichnen die Magenepithelzellen von „Cistude d'Europe“ als „calciforme“.

Nach Trinkler (294) besteht der Epithelüberzug bei der Schildkröte aus Cylinderepithelzellen und noch jungen Becherzellen. Die Cylinderzellen zeigen einen unteren homogenen, einen grossen kernführenden und einen oberen schleimig metamorphosirten Theil. Bisweilen sah er ausserdem noch fadenförmig verdünnte Zellen. Bei Tropidonotus natrix sind gewöhnliche Epithelzellen schleimig metamorphosirt und Becherzellen finden sich nur am Pylorus vor.

Eisler (66) lässt die Cylinderzellen des Alligator-Magens nach dem Magenlumen hin theils offen, theils geschlossen sein.

Watney (308) sagt: „The epithelium is described as being closed during inanition, but open at its free extremity during secretion.

Im Gegensatz zu Trinkler (294) fand Oppel (219) keine Becherzellen im Magen der Ringelnatter. Bei Chelonia zeigen nach ihm die Oberflächenepithelien die Eigenthümlichkeit des Magencylinderepithels mit wohl differenzirtem Oberende, und bei Testudo graeca besteht Cylinderepithel. Im Uebrigen erklärt Oppel den inneren Ueberzug des Magens aller Wirbelthiere für ein einschichtiges Cylinderepithel besonderer Art. An den Cylinderzellen unterscheidet er dann einen protoplasmatischen, mit Kern versehenen Theil, Basis genannt, und einen anderen (Oberende), welcher eine schleimähnliche Substanz enthält und keinen Pfropf, sondern ein Organ eigener Art darstellt.

In Bezug auf Drüsen und ihre Elemente erwähnt Schulze (258), dass die grossen, kugligen und membranlosen körnigen Drüsenzellen bei einigen Arten von Fischen und Amphibien und Reptilien einzeln in nischenartigen Ausbauchungen des Drüsenschlauches liegen.

Bei Emys europaea führen die Pylorusdrüsen nach Friedinger (76) ausschliesslich cylindrische Zellen, während die anderen mit Belegzellen gefüllt sind, und bei Coronella laevis sollen in den Endbläschen nur Belegzellen und im Drüsenhalse grosse blasenförmige Zellen vorkommen, welche Heidenhain (102) beim Frosch für Schleimzellen erklärt.

Leydig (169) bemerkt nur, dass der Magen bei Eidechsen

Drüsen in Form kurzer Säckchen und mit einer gewissen gruppenweisen Anordnung besitze.

Viel eingehender wurde der Magen der Eidechsen und Schlangen von Partsch (223) untersucht. Bei der Lacerta sollen die Magendrüsen wie bei Hyla gebaut sein. Bei der letzteren sind die Drüsenschläuche aus Zellen zusammengesetzt, die ein sehr fein granulirtes Protoplasma und einen grossen runden Kern mit undeutlichen Kernkörperchen besitzen. Die Schleimzellen sollen sich hier am Uebergang des Drüsenhalses in den Drüsenkörper finden. Der Pylorus der Lacerta bietet charakteristische Drüsenformen. Bei Coluber natrix und Vipera berus hat Partsch lange Drüsenkörper und Drüsenhälse gefunden; die Drüsenzellen sind klein, fein granulirt und tragen einen kleinen runden Kern. Der Pylorus hat nur einfache Epitheleinsenkungen ohne Schleimdrüsen.

Im Gegensatz zu Partsch will Edinger (61) im Pylorustheil der Coluber natrix Schleimzellen gefunden haben, und zwar auf einer Strecke von etwa $^3/_4$ cm Breite. In der Nähe des Pylorus finden sich ferner oft noch zwei bis drei Labzellen beigemischt, während in der genannten Zone nur helle Zellen führende Drüsen zu treffen waren.

Die Erfahrungen von Machate (178) bei Emys europaea sind folgende: Schlauchförmige Drüsen sind in der Cardiahälfte viel dichter angeordnet als in der Pylorushälfte. Sie sind meist einfache Cylinder, welche an ihrem unteren Ende etwas angeschwollen, dabei hakenförmig umgebogen oder gekrümmt sind; in selteneren Fällen sind sie in ihren unteren Enden gabelig getheilt. Die Elemente der Saftdrüsen sind unregelmässig polyedrische Zellen, die ein trübes körniges Protoplasma, einen rundlichen Kern und ein sehr deutlich sichtbares Kernkörperchen besitzen. Eine zweite den Hauptzellen der Säuger entsprechende Zellenart ist nicht nachzuweisen. Schleimzellen sind meist leicht vieleckig oder kubisch, nur wenig grösser als die Labzellen und haben ein ganz klares, durchsichtiges Protoplasma; der Kern ist dicht an die Peripherie gerückt. Sie liegen nicht vereinzelt zwischen den Labzellen, sondern immer in Gruppen beisammen. Die mit solchen Schleimzellen ausgekleideten Drüsen werden nach der Pylorusgegend zu immer

zahlreicher, sodass hier schliesslich nur Magenschleimdrüsen zu finden sind.

Motta Maia und Renaut (195) sind bei Cistude d'Europe zu etwas abweichendem Schluss gelangt: „Chez les chéloniens la glande gastrique est composée d'un long tube à mucus, autour du quel se groupe une multitude de petits culs-de-sac contenant des cellules à ferment. Nous trouvons ici une simple restique de la disposition racémeuse des glandes des tortues. La glande pylorique de la grenouille, la glande de Lieberkühn des vertébrés supérieurs nous offrent des exemples d'une glande simple sécrétant un mucus par son vêtement épithélial identique à lui-même dans toutes ces parties."

Langley (159) spricht folgendes aus bei Coluber natrix: „The gastric glands are in groups arrenged; the tube usually divided in their source. In passing towards the pylorus the glands consist of a smaller number of tubes, but remain complex glands. In the fresh state all the oxyntic glands are densely granular. The pyloric glands are transparent and non granular; the intermediate region is comparatively large. The pyloric glands are simply mucous glands, but the sub-cubical cells are obsent."

Nach Glynsky (86) finden sich in den Magendrüsen von Reptilien, Amphibien und Fischen zwei Arten von Zellen, eine Zellform, welche den Belegzellen der Säugethiere entsprechen und eine andere, die sogenannten Schleimzellen Heidenhain's. Er unterscheidet ferner im Magen der Cistudo lutaria zwei Arten von Drüsen, nämlich diejenigen, welche mit polygonalen körnigen, den Belegzellen entsprechenden Zellen überzogen sind und diejenigen, mit Schleimzellen, welche letztere im Pylorus überwiegend vorkommen. Die Pylorusdrüsenzellen selber sind nach ihm eigenthümliche modificirte Fundusdrüsenzellen.

Trinkler (294) konnte bei Tropidonotus, Lacerta viridis, Emys und anderen niederen Thieren constatiren, dass die Drüsenschläuche des Magens aus Belegzellen bestehen; dieselben erscheinen eckig oder von runder Form mit zartkörnigem Protoplasma mit grossem bläschenförmigem Kern, der nicht selten zwei Kernkörperchen enthält. Im Grunde der Pylorusdrüsen, deren Hals mit gleichen Elementen, wie bei Fundusdrüsen, versehen ist, sollen helle, den Hauptzellen ähn-

liche Elemente sowie selten den Belegzellen ähnelnde Formen zu finden sein.

Maria Sacchi (180) der zahlreiche Reptilienarten untersucht hat, äussert sich folgendermaassen: „In un gran numero di forme di batraci è di rettili, la glandula viene ad essere divisa in queste tre parti distinti:

1° un'imboccatura con cellule epitheliari cilindriche;

2° un collo con cellule sferica e epitheliari più attondate;

3° un corpo o fondo cieco con cellule glandulari o secermenti di forma sferica e di struttura granulosa."

Im Alligatormagen unterscheidet Eisler (66) am Ausführungsgang der Drüsen den inneren (Schaltstück) und den äusseren Theil. Der erste besteht aus kurzen cylindrischen, dachziegelförmig sich deckenden Zellen, während der äussere Theil mit niedrigen, platten, ausgedehnten Zellen versehen ist. An den letzteren schliessen sich dann zwei, drei gegen das Ende hin verdickte Drüsentubuli an. Als Drüsenzellen unterscheidet er zwei Arten, die platten Zellen des Schaltstückes und die grösseren polyedrischen Zellen des Fundus, welche beide sich bei der Färbung gleich verhalten.

Hoffmann's (117) Untersuchungen an Emys europaea und anderen Schildkröten sollen mit denen von Machate (178) übereinstimmen, nicht aber mit denen von Motta Maia und Renaut (195).

Nach Oppel (219) zeigen die Fundusdrüsen von Pseudopus im Anfangstheil grosse, helle Zellen mit wandständigem plattem Kern, welcher aber im mittleren Theil der Fundusdrüsenzone kleiner und dunkler werden; die Zellen des Drüsengrundes sind aber überall gekörnt. Die Pylorusdrüsen besitzen sehr helle Zellen mit wandständigem Kern.

Bei den Cheloniern macht er in Bezug auf den Drüsenbau zwei Abtheilungen, von denen die erste den anderen Reptilien und die zweite den Vögeln angereiht wird. Jene sind Emys europaea und Testudo graeca und diese ist Thalassocheys caretta. Bei Thalassochelys sind die Fundusdrüsen zusammengesetzt, indem die centralen, von hellen Zellen ausgekleideten Ausführgänge periphere, gekörnte Drüsenschläuche aufnehmen, wenn auch die letzteren in einzelnen Fällen direct zur Oberfläche münden. Die Drüsen selber sind durch niedrige gekörnte

Drüsenzellen, sowie durch helle Halszellen charakterisirt, welche in den tieferen Theilen der Drüsen sehr hoch cylindrisch werden und den Oberflächenepithelien ähnlich werden, jedoch durch wandständigen Kern und Mangel des differenzirten Oberendes von diesen sich unterscheiden. Die Pylorusdrüsen sind zu Gruppen vereinigt, jedoch entbehren sie gemeinschaftlicher Ausführgänge. Ihre Zellen sind etwas dunkler als die hellen Halszellen der Fundusdrüsen und unterscheiden sich auch vom Oberflächenepithel durch ihr Tinctionsvermögen sowie durch den Mangel des charakteristischen Oberendes.

Entsprechend dem Befunde von Motta Maia und Renaut konnte Oppel auch bei Emys europaea beobachten, dass mehrere Schläuche mit granulirten Zellen in solche mit Becherzellen versehene münden. Das Epithel des muciparen Schlauches stellt die Fortsetzung desjenigen der Magenoberfläche dar.

Auch in der Pylorusgegend münden mehrere Drüsenschläuche in eine Grube. Manchmal sind verzweigte Ausführgänge zu finden. Die Drüsenzellen sind ziemlich hell, ihr Protoplasma wenig tingirbar und sehr fein gekörnt.

Bei Testudo graeca hat er Schleimzellen im Halsstücke der Fundusdrüsen vermisst. Die Pylorusdrüsen stellen meist einfache Schläuche dar, die zum grössten Theil einen dem Oberflächenepithel ähnlichen Ueberzug tragen und erst im Drüsengrunde eigentliche Drüsenzellen zeigen. Dieselben treten in doppelter Art auf; bei den einen sind die Kerne plattgedrückt und wandständig und das Protoplasma hell; bei den anderen sind die Kerne mehr rundlich und die Zellsubstanz tingirt sich mit Eosin.

Bezüglich der Beschaffenheit der Magendrüsen des Alligators bestätigt er im Wesentlichen den Befund von Eisler (66).

Von den Angaben über den übrigen Aufbau der Magenwand erscheinen mir folgende erwähnenswerth. Glynsky (86) behauptet, dass die bindegewebige Grundlage der Magenschleimhaut der Wirbelthiere eine Uebergangsform zwischen lockerem fibrillärem Bindegewebe und adenoidem Gewebe darstelle, dass sich zwischen der Muscularis mucosae und der Matrix der Schleimhaut eine eigenthümliche Schicht aus compactem fibrillärem Bindegewebe befinde und dass in der Dicke der Magenschleimhaut Follikel liegen, und zwar besonders häufig am Ueber-

gang vom Pylorus zum Duodenum, dagegen am spärlichsten im Fundus. Er bestreitet das Vorkommen jenes Reticulum zwischen den Epithelzellen, welches Watney (308) gefunden haben wollte.

Nach Trinkler (294) zeigt die Membrana propria der Drüsen an der Oberfläche sternförmige Gebilde mit ovalen, rundlichen grossen Kernen. Das Bindegewebe zwischen den Drüsen ist von glatter Muskulatur durchsetzt, die bei Tropidonotus natrix sehr stark entwickelt ist. In der Muscularis mucosae kreuzen sich longitudinale und circuläre Fasern stellenweise. Ausserdem sollen weitere, schräge Muskelzüge vorkommen.

Eisler (66) hält die Tunica propria der Drüsenschläuche für eine glashelle Membran mit eingelagerten flachovalen Kernen; von der Muscularis mucosae aus treten reichliche Muskelzüge in die Magenleisten bis unter das Epithel. Er fand ferner im mucösen wie im submucösen Bindegewebe grosse Zellen, deren Granula mit Hämatoxylin sich bläuen, ferner eosinophile Zellen und eine Art Lymphkörperchen.

Die Muscularis des Magens ist nach Hoffmann (117) bei allen Schildkröten entwickelt, besonders die Ringmuskulatur. Eine Kreuzung der Fasern soll nach ihm nur in der Pylorushälfte vorkommen.

Ueber den Verlauf der Blutgefässe giebt Machate (178) eine genaue Schilderung, die aber keine besondere Abweichung von den bekannten Verhältnissen aufweist.

Eigene Befunde.

Die Magenwand der Hatteria (Fig. 20, Taf. XI, 21 Taf. XII u. 22, Taf. X) besteht aus den bekannten, schon beim Oesophagus erwähnten Schichten.

Die eigentliche Mucosa besteht aus fibrillär-adenoidem Bindegewebe mit Beimischung von zahlreichen Lymphzellen, Blutgefässen und spärlichen Muskelfasern.

Der innere Ueberzug besteht aus einer Schicht cylindrischer Zellen, die namentlich an dem oberen Ende einen hellen, schleimartigen Inhalt einschliessen (Oppel's Oberende) und die nach der Basis zu sich verjüngen, wo sie dann in ihrer gekörnten protoplasmatischen Masse einen längsgestellten ovalen Kern enthalten. Ebstein'sche Ersatzzellen kommen entweder gar nicht oder nur sehr spärlich vor. Das Oberflächenepithel setzt

sich continuirlich in den Drüsenausführungsgang fort, wo die einzelnen Zellen dann mit ihren besonders verjüngten Enden schräg stehen und sich damit dachziegelartig decken, wie von Bleyer (23) bei Betrachier beschrieben. Weiter unten im Gebiet der Drüsen werden die Elemente kürzer, runder und gehen so in die eigentlichen Drüsenzellen über.

Die Drüsen (Fig. 20) selber sind am Anfang des Magens am besten ausgebildet, zeigen lange Hälse und manchmal verzweigte Schläuche (*h.* 2); im mittleren Theil des Organes werden sie schon kürzer, einfacher, und in der Pylorusgegend stellen sie ganz einfache Schläuche dar, so dass man hier von Schleimhautkrypten sprechen könnte. Nahe vor dem Pylorus habe ich eine schmale Zone (Fig. 22) gefunden, wo keine Krypten, geschweige denn Drüsen vorhanden waren. Die Länge einzelner Drüsen variirt vielfach; jedoch kann man im Allgemeinen sagen, dass diejenigen Drüsen, die auf dem Scheitel der Schleimhautfalte sich öffnen, am längsten, und diejenigen, welche in den Vertiefungen zwischen zwei Falten münden, am kürzesten sind; im letzteren Fall erscheint der Ausführgang sehr lang und der eigentliche Drüsenkörper auf einen kürzeren Blindsack reducirt. Die Drüsenzellen sind am Hals kurzcylindrisch und haben ganz hellen schleimähnlichen Inhalt. Ihre Kerne sind an die Wand gedrängt und stellen in den meisten Fällen die Form eines Halbmondes dar. Weiter unten schliessen sich mehr kubische Zellen an; sie sind gekrönt und haben einen runden Kern auf verschiedenen Höhen des Zellkörpers. Der letztere kann mit Eosin, oder auch ein wenig mit Carmin gefärbt werden.

In Bezug auf die genannten verzweigten Drüsen kann ich der Angabe Oppel's (219), was Emys europaea anbelangt, nur beistimmen. Ausser denjenigen Drüsen, die aus einem centralen, mit hellen Zellen ausgekleideten Schlauch und mehreren, durch gekörnte Zellen charakterisirten Seitenschläuchen zusammengesetzt sind, sieht man einfache Schläuche mit hellen oder gekörnten Zellen, welche direct an die Oberfläche münden. Die Vertheilung beider Zellarten ist eine wechselnde (Fig. 21). In vielen Fällen nehmen die hellen Zellen (*h.*) den oberen Theil des Schlauches, die gekörnten Zellen (*d.*) dagegen den unteren ein. Es giebt aber auch Schläuche, an deren einer Wand die

hellen und an der anderen wieder die gekörnten Zellen (*d h*) liegen.

Die Zellen der Pylorusdrüsen unterscheiden sich im Wesentlichen nicht viel vom Oberflächenepithel, d. h. nur insofern als die Zellen des letzteren in den Drüsen immer kürzer und dabei überhaupt etwas kleiner werden. Selbst bei den Zellen im Drüsengrunde sucht man ein helles Oberende mit glashellem Inhalt und granulirter Basis, wo der Kern sitzt.

Die Muscularis mucosae besteht aus inneren circulären und äusseren longitudinalen Zügen, die auch spärliche Fasern in die Schleimhautfalten entsenden. Sie fehlt an der oben erwähnten drüsenlosen Zone vor dem Pylorus (Fig. 22).

Die Submucosa bietet ein etwas lockeres Aussehen und schliesst Gefässe und Nerven in sich ein, ferner noch Lymphzellen (Fig. 22 Leuk.) und deren Derivate.

Die Muscularis ist mächtig, besteht aus einer inneren circulären und einer äusseren longitudinalen Schicht. Die erstere ist sehr stark, während die letztere bedeutend zurücktritt und an manchen Stellen keine continuirliche Lage bildet, indem sie in einzelne Stränge geschieden ist.

Die Subserosa ist relativ mächtig, das Bindegewebe regelmässig angeordnet. Die dunkle Färbung rührt von den im Bindegewebe liegenden Pigmentzellen her, die an vielen Stellen in verschiedener Zahl und Form vertreten sind. Die Serosa endlich weist platte, helle und mit grossen ovalen Kernen versehene Zellen auf.

Die Pylorusklappe.

Die Stellung und die Bildung der Valvula pylorica (Fig. 23, Taf. XI) ist nicht constant; in einem Schnitt aus der oberen Wand des Pylorus sieht sie nach dem Magen zu und in einem andern aus der entgegengesetzten Seite nach dem Darm hin; demnach müsste man annehmen, dass sie sich spiralig windet. Bei einem anderen Thier ist von ihr nichts zu finden und an der Gegend nur eine Wandverdickung zu fühlen.

Der Uebergang des Magenepithels in dasjenige des Darmes ist ziemlich schroff; bis zum äussersten Ende der Klappe setzt sich das erstere fort (*M. Ep.*) und geht an der anderen Seite der-

selben plötzlich in das charakteristische Darmepithel (*D. Ep.*) über. Die Schleimhaut der Klappe beherbergt auch noch viele Drüsen oder vielmehr Krypten, deren Wände bis zum Grund mit den modificirten cylindrischen Zellen belegt sind und so gewissermaassen an die Lieberkühn'schen Krypten des Darmes bei höheren Thieren erinnern.

Die circuläre Schicht des Muscularis mucosae (*M.*) tritt hier zurück; indessen setzt sich die longitudinale noch fort, wird aber locker und strahlt nach der Spitze der Klappe aus, bis sie unsichtbar wird.

Die Submucosa zeigt ein sehr compactes Aussehen, wird aber grösstentheils von den circulären Fasern der Tunica muscularis eingenommen. In ihr findet man eine reichliche Anzahl grosser, grobgranulirter Leucocyten.

In der Muskelschicht (*M.*) sind die inneren circulären Fasern besonders stark ausgebildet und bilden verschiedene Lagen, sodass man sagen kann, die Pylorusklappe entstehe auf Kosten dieser stärker auftretenden Muskulatur. Auch die Längsmuskulatur ist gut ausgebildet und setzt sich ohne Unterbrechung in den Anfang des Mitteldarmes fort.

— — —

Hier ist wohl der richtige Ort, um auf einige Punkte von allgemeinem Interesse insoweit wenigstens einzugehen, als dies meine Untersuchungen gestatten.

Was zunächst die Beschaffenheit der Epithelzellen auf der Schleimhautoberfläche betrifft, so ist noch immer unentschieden, ob sie nach dem Lumen des Magens hin offen oder durch eine Membran geschlossen sind, ob sie den eigentlichen Cylinderzellen angehören oder aber den Becherzellen, oder endlich ob sie vielleicht Elemente sui generis sind. Ferner erhebt sich die Frage, ob sie echten Schleim produciren oder etwas Anderes und wie in diesem oder jenem Fall der Inhalt nach aussen befördert wird, durch Zerplatzen der Zellmembran oder durch Secretion aus den Zellen? —

Aus der Analogie der Epithelzellen des Oesophagus, des Darmes und der der Luftröhre schliesse ich, dass die Zellen des Magenepithels keine Elemente eigener Art sind, sondern dass sie genetisch den gewöhnlichen Cylinderzellen zuzuzählen sind und

dass sie eine Art Becherzellen darstellen. Sie sind demnach in offenem Zustand für Becherzellen und in geschlossenem für Cylinderzellen oder als deren Uebergangsformen zu erklären, welche im Magen aber sehr selten zu finden sind. Wie schon oben erwähnt, kann man im Oesophagus Schritt für Schritt verfolgen, wie die gewöhnlichen Cylinderzellen resp. Flimmerzellen nach abwärts gegen den Magen zu weniger werden und den hellen Becherzellen Platz machen, bis das Epithel an der untersten Grenze des Organes das nämliche wird wie im Magen, obwohl man hie und da noch einzelne flimmernde Cylinderzellen mitten zwischen die hellen Becherzellen eingesprengt trifft. Nun kann man wohl annehmen, dass diese Veränderung der Epithelzellen im Magen um eine Stufe weiter fortgeschritten ist.

Die Verhältnisse im Epithel des Darmes sowie der Luftröhre werde ich im betreffenden Abschnitt noch genauer beleuchten.

Die Beschaffenheit der hellen Substanz ist mir nicht bekannt geworden; alle Mittel, die ich zur Färbung anderer Becherzellen mit Erfolg benutzt hatte, versagten mir ihren Dienst und so kann ich vorläufig O p p e l beistimmen, wenn er sagt, dass es sich dabei um einen dem Mucin sehr nahe stehenden Stoff bezw. vielleicht sogar geradezu um Mucin handlen könne, welches durch den sauren Magensaft eine Aenderung erfahren habe.

Bezüglich der Frage nach der Art der Entleerung des Zellinhaltes stelle ich mich auf die Seite derjenigen, die darin einen secretorischen Vorgang erblicken, doch bin ich mit der Oberende-Theorie O p p e l's nicht ganz einverstanden, da ich das secretorische Organ nicht allein an der Spitze der Zellen, sondern in dem g a n z e n Zellkörper gefunden zu haben glaube; dafür sprechen die analogen Befunde an anderen Epithelstellen, sowie verschiedene Formen der betreffenden Zellen im Magen. Wie schon von S t ö h r (282) beim menschlichen Magen beschrieben, fand ich auch in der That vielfache Variationen von Becherzellen bei der H a t t e r i a und es fehlt ja nicht an Formen, bei denen der Zellleib fast vollständig vom hellen Inhalt eingenommen ist, sodass der Kern ganz an die Basis gedrängt wird.

Ich will hier einen Umstand nicht unerwähnt lassen, auf den ich durch einen Vergleich der zwei Hatteriamägen, die mir zur Untersuchung vorlagen, aufmerksam geworden bin. Der eine

Magen stammte von einem kleineren Thier, welches ich als *A* bezeichne, war einfach in Alkohol conservirt und ganz leer; der andere Magen dagegen gehörte einem grösseren Exemplar (*B*) an, welches vorher in Müller'scher Flüssigkeit erhärtet und dann in Alkohol aufbewahrt worden war. Derselbe enthielt eine Masse Ingesta thierischer sowie pflanzlicher Natur. Bei Magen *A* nun fand ich, dass der helle metamorphosirte Theil der Epithelzellen im Allgemeinen viel weiter abwärts ausgedehnt war, als beim Magen *B*, bei welchem jener Theil nur auf das obere Zellende beschränkt blieb, während der übrige Zellinhalt aus feinkörnigem Protoplasma bestand.

Auch in Bezug auf die Drüsen und ihre Elemente lassen sich viele Fragen aufwerfen.

Wie verhalten sich die verschiedenen Drüsen und ihre Elemente? — Haben die Fundus- und Pylorusdrüsen ganz verschiedene Funktion und Structur oder besteht ein vergleichbares Verhalten zwischen beiden? Was sind die Beleg- und Hauptzellen höherer Thiere für Zellen und was haben sie für Funktionen? Stellen sie Entwickelungs- oder Thätigkeitsstadien ein und derselben Zellen dar oder sind sie Elemente eigener Art? —

Wie verhalten sie sich zu den Drüsenelementen der niederen Wirbelthiere?

Diese schon unzählige Male angeregten Fragen harren bis heute noch einer befriedigenden Beantwortung. In der letzten Zeit hat nun Oppel (217, 219), gestützt auf reiche, persönliche Erfahrungen sowie auf eine ausgedehnte Litteratur sich dahin ausgesprochen, dass die Haupt- und die Belegzellen sowie die Pyloruszellen jede für sich pepsinhaltigen Magensaft produciren können, dass die Pyloruszellen Elemente sui generis seien und dass die Hauptzellen der Säuger den Halszellen der niederen Thiere und die Belegzellen den Grundzellen derselben entsprechen. Immerhin bleibt aber doch noch unklar, wie bei der einheitlichen Funktion die verschiedenen Formen aller der genannten Drüsenzellen zu erklären sind und in wiefern sich ein Vergleich der Haupt- und Belegzellen mit den Drüsenelementen der niederen Wirbelthiere auch in physiologischer Hinsicht rechtfertigen lässt?

Ich kann selbstverständlich auf so schwierige Fragen hier

nicht eingehen, will also nur meine unbedeutenden Befunde schildern und das Weitere späteren speciellen Untersuchungen überlassen.

Bei dem vorhin genannten Magen *A* fand ich am Fundus auffallender Weise eine überwiegende Anzahl von hellen Schläuchen neben den allerdings nicht fehlenden dunklen. Die Zellen der ersteren waren mit hellem Inhalt meistens prall gefüllt, ihre Kerne standen dem entsprechend an die Basis gedrängt und boten eine halbmondförmige Gestalt dar. Die dunklen Schläuche nahmen mit Vorliebe den unteren Theil der Drüsenschicht ein und bildeten somit eigentliche Blindsäcke, welche etwas weiter als die anderen Drüsentheile aussahen und demgemäss auch etwas grössere Zellen hatten. Der Leib der letztern zeigte meistens feine Granula, jedoch liessen einige von ihnen auch noch vacuolenartige Gebilde in ihrem Innern erkennen und wieder andere waren bedeutend heller geworden; Abgesehen von den letzt erwähnten waren die Kerne bei allen noch nicht wandständig und behielten so auch ihre runde Form.

Bei dem Magen *B* waren die hellen Schläuche bedeutend geringer und die Zellen der dunklen Schläuche enthielten massenhafte dunkle Granula. Vacuolenartige Bildungen lagen hier nicht vor, alles war durch ein dunkles Colorit charakterisirt. Die Kerne lagen meistens in der Mitte der Zellen.

Wie nun die beiden Drüsenelemente sich zu einander verhalten, ob sie eine ganz verschiedene Art von Zellen darstellen, oder unter Umständen auch in einander übergehen, ist nicht zu entscheiden.

Das erwähnte verschiedene Verhalten der Drüsenelemente sowie der Epithelzellen beider Mägen könnte vielen Factoren seine Entstehung verdanken, so z. B. der Verschiedenheit der Individuen im Allgemeinen, Alters- oder Funktions-Unterschieden, doch bin ich nicht im Stande, irgend welche bestimmte Ansicht darüber auszusprechen, da das Material hierzu lange nicht hinreicht und da fremde diesbezügliche Arbeiten auch nicht mit vollem Werthe benutzt werden können, indem in der Mehrzahl derselben kein physiologischer Sachverhalt angegeben ist, und ebenso wenig wage ich den Versuch einer Parallelisirung der beiden Zellarten der Drüsen mit den betreffenden Elementen der Säugethiere zu machen, obgleich von Oppel (217) der Weg dazu bereits angebahnt worden ist. Es mag daher genügen, auf den letztgenannten

Autor zu verweisen. Ich kann es mir aber nicht versagen, hier noch auf eine Bemerkung von Maria Sacchi (180) zu verweisen: „Quanto alla loro omologia con quelle dei vertebrati superiori, si può dire ch'esse non sono perfettamente omologhe, nè alle delomorfe, nè alle adelomorfe, presentando caratteri intermedii per la struttura e funzioni multiple, in quanto secernono tanto acidi che pepsina. Esse sono ancora evidentemente formazioni primitive."

Welches Secret die Pylorusdrüsen produciren, kann ich natürlich auch nicht entscheiden. Nach dem äusseren Aussehen ihrer Zellen, die ja eine modificirte Form der Oberflächenepithelien darstellen, scheint mir die Annahme, dass sie Schleim oder schleimähnliche Substanz secerniren, um so plausibler, als auch die diesbezüglichen Angaben mancher Forscher dafür sprechen.

Mittel- und Hinterdarm.

Der Epithelüberzug des Darmes hat wiederum durch Schulze (258) eine ausführliche Beschreibung erfahren. Nach ihm ist der Dünndarm durch ein Cylinderepithel mit hellem Saum ausgekleidet; zwischen diesen Cylinderzellen finden sich Becherzellen, welche bei Reptilien eine Mittelstellung einnehmen zwischen den langgestreckten Zellen bei Fischen und Amphibien und den kurzen mit breiter bauchiger Theka versehenen bei Säugethieren und Mensch. Durchschnittlich sind je zwei Becherzellen durch drei und sechs gewöhnliche Cylinderzellen getrennt; die ersteren sind besonders bei Emys zahlreich vertreten, so dass hier zwei bis vier Cylinderzellen die benachbarten Becherzellen trennen. Auch das Dickdarmepithel ist im Wesentlichen das gleiche wie im Dünndarm. Bei den mit Kloaken versehenen Amphibien, Reptilien und Vögeln hat Schulze stets auch im Epithel derselben noch zahlreiche Becherzellen angetroffen.

Leydig (169) führt als den Ueberzug der Darmschleimhaut der Eidechse ein nicht flimmerndes Cylinderepithel an. Bei der Blindschleiche fand er dann an der Grenze zwischen Mastdarm und Cloake eine grosse Papille, die zum grössten Theil aus längsgerichteten glatten Muskelfasern gebildet ist, wenn auch die Ringfasern nicht fehlen.

Machate (178) fand unterhalb der oberflächlichen Epithelzellen Schulze's noch rundliche Ersatzzellen. Die Muscularis mucosae fehlt im Mitteldarm und tritt wieder im Enddarm auf. In letzterm findet sich ferner eine grosse Anzahl Drüsen, welche in unregelmässigen Gruppen beisammen stehen und mit einem einfachen Belag von cylinderischen Zellen versehen sind.

Die von Motta Maia und Renaut (195) gegebene Beschreibung lautet: „La muqueuse est ainsi parsemée d'une multitude de petites glandes unicellulaires, mais ne présente point de glandules analogues à celles de Lieberkühn. Jl s'agit donc ici d'une surface sécrétante pure et simple."

Sodann hat Paneth (221) auf den Unterschied zwischen den Zellen der Lieberkühn'schen Krypten und den Becherzellen hingewiesen, indem er behauptet, dass die Körnchenzellen der ersteren als eine eigene Art von Drüsenzellen aufzufassen seien, die im Gegensatz zu den Becherzellen mit der Secretion zu Grunde gehen. Die oft erwähnten Ersatzzellen hält er für identisch mit den Wanderzellen.

Die zuerst von Machate (178) im Enddarm von Emys europaea gefundenen Drüsen werden auch von Hoffmann (117) ausser bei dem genannten Thier auch noch bei Clemmys caspica und Testudo graeca nachgewiesen. In Bezug auf die Drüsenstructur ist er mit Machate nicht einig. Die Drüsenschläuche sind nach ihm von rundlichen oder mehr oder weniger polyedrischen Zellen gefüllt, welche durch feingranulirtes Protoplasma äusserst schwache Contouren sowie durch einen ovalen, scharf contourirten Kern charakterisirt sind. Lieberkühn'sche Drüsen im Mitteldarm und mit ihnen auch eine circuläre Faserschicht der Muscularis mucosae fand er nur bei Trionyx chinensis und chelemys victoria.

Mitteldarm der Hatteria.

Die Wand des Darmes setzt sich zusammen aus den gleichen Schichten wie die des Magens; selbstverständlich aber fehlen die Drüsen (Fig. 24, Taf. X).

Die Oberfläche der Schleimhaut wird von langen Cylinderzellen (*C.*) überzogen. Sie zeigen an ihrem breiten oberen Ende einen dünnen Cuticularsaum, welcher bei genauer Beobachtung aus feinen Cilien zu bestehen scheint, und sitzen mit einer schmalen

gezähnelten Basis auf dem Gewebe der Tunica propria. Ihr Körper ist fein granulirt, zeigt aber auch dunkle, grobe Körner und nicht selten vacuolenartige helle Gebilde; sehr wahrscheinlich mag das letztere Aussehen mit dem Resorptionsact zusammenhängen. Zwischen den genannten Zellen finden sich Becherzellen (B_1 B_2) zerstreut. Sie bestehen im Allgemeinen aus dem oberen aufgeblasenen hellen Theil und aus dem schmalen, dunkleren, protoplasmatischen Unterende; jedoch ist ihre Form sehr variirend, bald sind sie schmal, bald spindelförmig und nach beiden Enden zugespitzt, bald mehr rundlich und aufgebaucht, entsprechend dem Grad der Füllung ihres schleimigen hellen Inhaltes, und damit hängt auch die Lage und Form des Kernes zusammen.

In der Tunica propria, die übrigens aus den bekannten Elementen besteht, findet man sehr häufig auch adenoide Einlagerungen. Auch im Gebiet der Epithelschicht zwischen den einzelnen Zellelementen sind verirrte Leukocyten nachweisbar, die durch stärkere Färbung und etwas unregelmässige Contour des Kernes sich auszeichnen.

Drüsen fehlen völlig.

Die Muscularis mucosae wird auch im Anfang des Mitteldarmes vermisst; im weiteren Verlauf aber tritt zuerst eine äussere longitudinale Schicht auf, und dann erst eine circuläre, schwächere.

Die eigentliche Muskelschicht ist dagegen mächtig entwickelt und bildet zwei Lagen, eine innere circuläre und eine äussere longitudinale.

Hinterdarm [1]).

Die Cylinderzellen (Fig. 25, Taf. XII) sind hier auffallender Weise sehr verlängert und enthalten meistens auf ihrem etwas breiteren Ende einen schleimigen Inhalt (*h. E.*); eigentliche, becherförmig gestaltete Zellen fehlen. Das Epithel weist deutlich einen geschichteten Typus auf, indem zwischen den unteren schmalen

1) Die Schilderung der Epithelverhältnisse bezieht sich auf den Hinterdarm des Thieres *A*. Der betreffende Abschnitt bei dem Thier *B* konnte nicht gut untersucht werden, da er unvollkommen conservirt war.

Theilen der oberflächlichen Cylinderzellen spindelförmige bis runde Elemente eingeschaltet sind; dadurch sind die ersteren gleichwohl nicht von ihrer Unterlage abgehoben, sondern sie sitzen mit ihrer fadenförmig verlängerten Basis auf dem Gewebe der Tunica propria, welches auf dem Querschnitt eine dünne helle Linie mit ganz platten Kernen darstellt.

Die Muscularis mucosae ist hier auf einmal deutlich vertreten.

An der Grenze der Kloake findet sich auch die von Leydig (169) so genannte Mastdarmklappe, hervorgerufen durch eine ausgebildete Muskelmasse. Die Anordnung der Faserzüge der beiden Muskelschichten wird hier unregelmässig, indem die Elemente der Muscularis mucosae und der eigentlichen Muscularis sich mischen, sodass die sie sonst trennende Submucosa zurücktritt. Die genannten Muskelschichten sind mächtiger entfaltet, und man sieht auf dem Längsschnitt dieses Darmabschnittes ausser den von Leydig angegebenen longitudinalen auch noch mehrere quere Züge, sowie merkwürdiger Weise den Querschnitt eines auffallend grossen marklosen Nervenstammes, der durch gut ausgebildete Bindegewebsscheiden in mehrere Bündel getheilt ist.

Beziehung zwischen Cylinder- und Becherzellen im Darm.

Edinger (61) hält die Umwandlung der Cylinderzellen in die Becherzellen für wahrscheinlich und glaubt, viele Uebergangsformen gefunden zu haben. Er sagt: „Mit Rücksicht auf die beobachteten Uebergangsformen stehe ich nicht an, die Becherzellen für Abkömmlinge des gewöhnlichen Darmepithels zu halten“ und schreibt den Becherzellen die Funktion der Schleimsecretion und den Cylinderzellen die der Resorption zu.

Auch Trinkler (294) erklärt Cylinder- und Becherzellen für identisch, ebenso Paneth (221).

In der reichhaltigen Literaturbesprechung von List (174) über Becherzellen finden wir verschiedene Anschauungen vertreten. So sollen z. B. die Becherzellen aus den cilientragenden Zellen hervorgehen, oder sollen sie sich aus den Cylinderzellen durch deren Formveränderung herausbilden oder endlich sollen sie aus Ersatzzellen ihren Ursprung nehmen etc., lauter mögliche Gedanken und Ansichten, die von anderer Seite dann wieder bekämpft werden. List selber meint, die Becherzellen

als ein selbständig specifisches Gebilde auffassen zu können, obwohl er auch die Möglichkeit nicht in Abrede stellt, ihre Entstehung auf die gewöhnlichen Epithelzellen zurückzuführen.

Bizzozero (18, 19, 20) behauptet, obgleich er beobachtet hat, dass die Schleimzellen durch die Entleerung ihres Inhaltes die Form gewöhnlicher Cylinderzellen, denen der Cuticularsaum fehlt, annehmen, die beiden seien doch ganz verschiedene Gebilde und nicht nur funktionell verschiedene Zustände ein und desselben Elementes.

Sehr eingehend wurde die vorliegende Frage auch von Hoyer (127), dem Entdecker der Thioninfärbung, behandelt. Er sagt: „Ich glaube nicht, dass die Becherzellen aus specifischen Bildungszellen hervorgehen, vermuthe jedoch, dass wohl nur jüngere, noch nicht völlig differenzirte Epithelzellen sich in Schleimzellen umbilden, ebenso, wie nicht jede Bindegewebszelle in eine Fettzelle sich umwandeln kann.“ Die Umbildung der Epithelzellen in die Becherzellen stellt er so dar, dass das Mucin das Plasma der Zelle zuerst diffus infiltrire und dann sich in viele Vacuolen ansammle, welche zusammenfliessen und allmählich Becherzellen hervorbringen.

Aehnlich wie Edinger u. A. äussert sich auch Stöhr (281, 282). Alle Cylinderzellen des Darmes besitzen die Fähigkeit, Schleim zu secerniren, wodurch sie zu Becherzellen werden.

Dementgegen scheint Cloetta (40, 41) den Uebergang der Cylinderzellen in die Becherzellen nicht anzunehmen und erklärt, dass die Becherzellen gesetzmässig nach dem Grad ihrer Secretfüllung so vertheilt seien, dass die jüngsten prall gefüllten Stadien in der Tiefe und die älteren schmäleren in der Höhe liegen und nur einmal secerniren.

Majewski (179) beschreibt Becherzellen, deren Theca noch geschlossen ist und nur mittelst eines ganz fein ausgezogenen Kanälchens den gestrichelten Saum zu durchbrechen beginnt, ferner auch mucinhaltige Cylinderzellen mit noch völlig geschlossenem Basalsaum und sagt auf S. 191: „Meiner Ueberzeugung nach lassen die betreffenden Bilder kaum eine andere Deutung zu, als dass die Becherzellen aus Cylinderzellen hervorgegangen und noch mit deren Basalsaum versehen sind.“

Noch im gleichen Bande derselben Monatsschrift sowie in einem anderen Ort tritt Sacerdotti (246, 247) mit einer ent-

gegengesetzten Behauptung auf. Er schreibt nämlich wie Bizzozero den Schleimzellen ihre Selbständigkeit zu und betont jene Uebergangsform zwischen Schleim- und protoplasmatischen Zellen nie beobachtet zu haben.

Ich theile ohne Anstand diejenige Ansicht, nach welcher die Becherzellen durch die Metamorphose des Inhaltes aus den gewöhnlichen Cylinderzellen hervorgehen. Ich konnte bei meinen Darmpräparaten, die ich mittelst Hämatoxylin nach eigener Art oder mittelst Thionin Hoyer's gefärbt hatte, verschiedene Variationen der Zellen (Fig. 24) beobachten, welche wohl auf Uebergangsformen zwischen Cylinder- und Becherzellen schliessen liessen. Die genaueren Vorgänge bei dieser Umbildung habe ich nicht weiter verfolgt, da die Kleinheit der Zellen, sowie ihre gedrängte Lagerung die Untersuchung erschweren, sondern ich verweise darüber auf den Abschnitt des Trachealepithels. Die Bildungsart der Becherzellen, wie sie Hoyer (127) beschreibt, scheint in den Zellen des Hinterdarmes vorzukommen. Man sieht bei einem mit Schleimfärbemitteln behandelten Präparat oft im Innern der Zellen verschieden grosse gefärbte Gebilde zerstreut, die wahrscheinlich zusammenfliessen und den Inhalt der Becherzellen darstellen[1]).

Cuticularsaum der Epithelzellen des Darmes.

Lamble (52) fand nur eine schwache Andeutung einer senkrechten Streifung des Basalsaumes in der Profilansicht, die

1) Cloetta rühmt als ganz brillantes Schleimfärbemittel das Delafield'sche Hämatoxylin, welches, nach der Angabe von Boehm und Oppel (Taschenbuch f. mikr. Technik 1893) zubereitet, bei den in Chromosmium-Essigsäure gehärteten Präparaten constant eine sehr charakteristische Färbung liefert, wobei das Gewebe hellbraun, der Schleim dunkel violett tingirt wird. Ich habe meine Hämatoxylinfärbung sowohl auf Alkoholpräparaten wie auf diejenigen, welche mit Müller'scher Flüssigkeit behandelt wurden, mit befriedigendem Erfolg angewandt. Die Methode ist folgende: $^3/_4$% heiss zubereitete wässerige Hämatoxylinlösung wird mit gleichem Theil absol. Alkohol gemischt. Dann Zusatz von 3% Alaunlösung soviel, bis die Färbe blauviolett wird. Die Schnitte können aus dem Alkohol gleich in die Farbstofflösung gebracht werden. Die Färbung tritt nach 10 Minuten ein. Auch die Hoyer'sche Thioninfärbung erweist sich als ein sehr empfindliches Mucinreagens; dennoch hält sich die Farbe nicht lange; dagegen bleiben meine Hämatoxylinpräparate heute schon über ein halbes Jahr noch unverändert.

er jedoch für einen pathologischen Befund hielt, auch hält er sie da und dort für eine optische Erscheinung. Nach ihm sind die Basalsäume nichts anders als seitliche Leistchen, welche über das Niveau des Zellkörpers hervorragen, nach aussen ganz knapp an die Leistchen der Nachbarzellen sich anschliessen und innen je einen napfförmigen Grund umschliessen, dessen Höhe der Saumhöhe entspricht und dessen Grund von der Substanz des Zellkörpers selbst gebildet wird.

Trinkler (294) ist der Meinung, dass die Stäbchen der Epithelzellen der Darmzotten auf metamorphosirte Flimmerhärchen zurückzuführen seien. Dagegen erklärt Eysold (67) den Zerfall des Basalsaumes in getrennte Fortsätze für eine postmortale Veränderung. Im Gegensatz dazu behaupten Heidenhain (106) und Wiedersheim (314), dass die Stäbchen nicht starre cuticulare Bildungen, sondern formveränderliche Fortsätze seien.

Bei der Hatteria habe ich constatirt, dass der Cuticularsaum des Dünndarmepithels bei manchen Präparaten aus feinen Stäbchen besteht und gewisse Aehnlichkeit aufweist mit den eigentlichen Flimmerzellen. Die Stäbchen sind jedoch nur an den Spitzen deutlich und scheinen an der Basis zusammengelöthet.

Ich weiss nicht, ob es sich hier um ein Kunstproduct handelt, ich bemerke aber ausdrücklich, dass das Gewebe sehr gut conservirt war. Ebenso wenig kann ich mit Sicherheit sagen, ob die Stäbchen formveränderliche Fortsätze sind, obwohl ich zu einer solchen Ansicht geneigt bin; denn es handelt sich um keine andere Bildungen als um reine protoplasmatische Fortsätze, und für solche dürfte ihre Formveränderlichkeit wohl annehmbar sein.

Verhalten der Epithelien zur Tunica propria.

Schulze (258) giebt an, dass das verschmälerte zackige Ende des Epithels der Oberfläche des bindegewebigen Zellenstromas nur aufliegt.

Watney (308) erwähnt: „The epithelium contains a reticulum of the mucosa.“

Davidoff (45) fasst die Basalmembran des Darmepithels als Complex der auf einander gelagerten fadenförmigen Ausläufer derselben auf und will ferner die genetische Beziehung zwischen den Leukocyten und dem Epithel annehmen, wobei die kernhal-

tigen Fortsätze der Epithelzellen das Mittelglied abgeben, aus welchem sich die Leukocyten abschnüren.

Eimer (65) lässt die Epithelzellen mit den Bindegewebszellen der Schleimhaut verbunden sein und dies gilt namentlich für die im Dienste der Resorption stehenden Epithelzellen, nicht aber für Becherzellen.

Nach Cloetta (40, 41) enden die Epithelzellen stets glatt abgeschlossen gegen den Zottenkörper hin, und ein Zusammenhang zwischen ihnen und dem Zottenstroma besteht nicht.

So auch Heidenhain (106); nach ihm besteht die subepitheliale Grenzschicht der Zotte aus Endkegeln der Zottenstromafäden, circulären Bindegewebsfasern und Capillaren. Die Lücken zwischen all diesen Elementen werden durch die Füsse der Epithelzellen, welche letztere bald breiter, bald schmäler und zugespitzt erscheinen, ausgefüllt.

Nach meiner Untersuchung kann ich nur die Angaben Schulze's und Heidenhain's bestätigen; die Epithelzellen des Mitteldarmes und des Hinterdarmes sitzen nämlich mit ihrer zackigen Basis dem Bindegewebe der Tunica propria nur auf. Eine directe Verbindung zwischen ihnen und Bindegewebszellen scheint nicht zu bestehen und ebenso wenig kann ich glauben, dass die Leukocyten von den basalen Enden der Epithelzellen ausgehen; vielmehr möchte ich die Ansammlung der letzteren im im Sinne von Stöhr (279, 280), Rüdinger (245) und Anderen auffassen.

Ueber Regeneration der Epithelzellen.

Heidenhain (107) vermuthete, dass die Verluste der Epithelzellen auf Schleimhautfalten durch Nachrücken von Zellen aus der Tiefe gedeckt werden, da er die Mitosen nur im Grunde der Schleimhautfalten oder der Drüsen fand. In demselben Sinne spricht sich auch Bizzozero (18, 19, 20) aus, bezüglich seiner Schleimzellen. Ihm schliessen sich dann Stöhr (281), Cloetta (40, 41) und Nicolas (206) an.

Bei der Hatteria fand ich nur im Grunde der Schleimhautfalten des Mittel- und Hinterdarmes die Zellen etwas kleiner und gedrängter stehen als auf der Höhe derselben, und sie boten somit eine gewisse Aehnlichkeit mit „Bourgeons germinatifs" von

Nicolas (206) dar. Weitere Angaben hierüber zu machen bin ich nicht in der Lage.

Ueber die Resorption der festen Nahrungsmittel im Darm.

Schiff (252) nimmt eine Resorption fester Nahrungsmittel durch die Epithelzellen an. Er stützt sich dabei auf die Beobachtung der Fettresorption seitens derselben und macht auf die Ernährungsweise mancher Infusoren aufmerksam, welche feste oder halbweiche Substanzen von aussen in sich hineinpressen. Für Aufnahmeorgane der Speisepartikelchen hält er den hellen oberen Rand der Zelle, welcher ihm bei Befeuchtung mit Holzessig aus vier bis sechs ungleichen Lappen zu bestehen schien, von denen jeder einzelne in seinem Bau mit dem Kauorgan der Nassula grosse Aehnlichkeit hat.

Wiedersheim (314) beobachtete, allerdings nur einmal, dass die Epithelzellen des Darmes von Spelerpes kleine Partikelchen durch bewegliche Fortsätze in sich aufnehmen.

Watney (308), der im Epithel des Darmes ein Reticulum fand, welches mit demjenigen der Mucosa in Zusammenhang steht, spricht von „Fatabsorption a) by the reticulum between the epithelial cells and b) by the reticulum of the villus".

Letzerich (166) glaubt, dass die physiologische Fettresorption im Darmkanal einzig und allein durch die zwischen den Epithelzellen beginnenden, nach dem Lumen des Darmes zu offenen Resorptionsorgane vermittelt wird und niemals durch die Cylinderzellen —, eine Ansicht, welche gleich darauf von Sachs (248), Arnstein (5) u. A. als Irrthum erklärt wurde.

Nach Davidoff (45) resorbirt die Epithelzelle den Chymus, zunächst zur eigenen Ernährung, producirt Secundärkerne, producirt Fortsätze, in welche die Secundärkerne hineinrücken und schnürt von diesen Fortsätzen Leukocyten ab, die als Träger des von der Epithelzelle aufgenommenen Nährmaterials in die Lymph- und Blutgefässe übergeführt werden.

Eimer (65) ist der Ansicht, dass die Resorption des Fettes ausser durch Wanderzellen auch vom cylindrischen Epithel des Dünn- und Dickdarmes besorgt wird, nicht aber von Becherzellen. Das Fett tritt dann in die mit Epithel verbundenen

Bindegewebszellen, um von hier aus weiter in den Chyluskanal zu gelangen.

Ueber den letzten Vorgang bemerkt Brand (37), dass die Chylusmolecüle die platten Zellen der Chylusgefässwand infiltriren, von da in den centralen Chylusraum austreten und sich hier ansammeln.

Dass die Epithelzellen ihre Fortsätze nach dem adenoiden Gewebe hintreiben, wird auch von Eysold (67) bestritten; er glaubt aber, dass das Fett in Form einer Emulsion vom Darmepithel aufgenommen wird und nicht allein den weissen Blutkörperchen, die sich zwischen den Epithelzellen finden, die Aufgabe der Fettaufnahme zuzuweisen ist.

Von Heidenhain (106) zusammengestellte Anschauungen betreffs der Fettwege sind folgende:

Innerhalb der Epithelschicht:

a) das Fett geht durch die Epithelzellen (die Mehrzahl der Forscher),

b) das Fett bewegt sich nur zwischen den Epithelzellen (Watney),

c) das Fett schlägt beide Wege ein,

d) das Fett wird ausschliesslich nur durch die in die Epithelschicht eindringenden Leukocyten aufgenommen (Zawarykin) oder diese sind wenigstens die regelmässigen Vermittler seiner Aufnahme, während es bei grossem Ueberschusse auch in die Epithelzellen tritt (Schaefer).

Heidenhein selbst erklärt die Fettresorption durch die Leukocyten für einen nebensächlichen Vorgang und will den Hauptweg des Fettes innerhalb der Epithelschicht nur in den Zellen derselben suchen. Innerhalb des Zottenparenchyms bewegt sich das Fett nur in den pericellulären, mit Flüssigkeit erfüllten Räumen, welche durch die Bälkchen des bindegewebigen Stromanetzes unvollkommen gegen einander begrenzt werden, und die Verbindung zwischen Epithelzellen und bindegewebigem Zottenstroma existirt nicht.

Befund bei der Hatteria.

Es lagen mir zwei Exemplare vor, welche ich mit *A* und *B* bezeichnet habe.

Bei dem Thier *A* war der ganze Verdauungstractus bis auf

den Hinterdarm leer, woselbst er aber mit einer schwarzen Masse, wahrscheinlich einem zerbröckelten Käferflügel, gefüllt war.

Bei *B* war der Magen ziemlich voll, und am Ende des Mitteldarmes fand ich noch thierische Speisereste angehäuft, wogegen der mittlere Theil des letzteren Nichts enthielt.

Bei diesem Thier *B* fand ich nun im Anfang des Mitteldarmes, hinter dem Pylorus, die gewöhnlichen Epithelzellen mit dunklen Granula und vacuolenartigen Gebilden besetzt, dagegen relativ wenig Becherzellen; die Epithelzellen des weiter caudalwärts folgenden Darmabschnittes zeigten keine Einschlüsse mehr, und in dem Maasse waren die Becherzellen zahlreicher vertreten. Am Ende des Mitteldarmes war das Aussehen wieder anders und im ganzen ähnlich wie im ersten Abschnitt. Die Cylinderzellen auf den Schleimhautfalten sowie in deren Nähe waren etwas vergrössert und mit lauter kleineren und grösseren vacuolenartigen Gebilden erfüllt; dabei waren die Becherzellen, die ich mit Hämatoxylin gut gefärbt hatte, in ihrer Zahl geringer und von den Nachbarzellen dermaassen zusammengedrückt, dass sie sehr viel schmäler erschienen und nur an ihrem Oberende eine kleine Menge Schleim enthielten. Anders verhielt es sich aber in der Tiefe der Schleimhautfalten, wo die Resorptionsthätigkeit, wie mir schien, nicht so rege von statten gegangen war; beiderlei Zellen boten fast normales Aussehen. Die Cylinderzellen waren schmäler, fein granulirt, ohne vacuolenartige Bläschen im Inneren, und die Becherzellen prall gefüllt und meist flaschenförmig.

Wenn Cloetta (40, 41) nur aus diesem Formverhalten der Becherzellen auf ihr Alter schliessen will, so halte ich dies nicht für einwandfrei, da ich darin den Ausdruck verschiedener Functionszustände zu erkennen glaube. Der Beweis hierfür wird schon dadurch geliefert, dass man auch die prall gefüllten Becherzellen auf der Schleimhauthöhe zahlreich genug zu sehen bekommt, wenn das Präparat einem anderen Darmstück entnommen ist, wo der Functionszustand auch ein anderer ist.

Ein ähnlicher Fall wie bei Cloetta wird auch Bizzozero (18, 19, 20) vorgelegen haben, denn er lässt die Schleimzellen nach der Höhe der Schleimhautfalten hin immer schmäler werden; er hat aber vernachlässigt zu bemerken, in welchem physiologischen Zustand der betreffende Darmabschnitt sich befand.

Bei dem Thier *A* bot der ganze Mitteldarm nichts be-

sonders Auffallendes dar, um so merkwürdiger aber fand ich das Aussehen der Zellelemente im Hinterdarm, wo jene schwarze Inhaltsmasse zu finden war. Die Epithelzellen zeigten sich fast ohne Ausnahme mit gelbbraunen Körnchen infiltrirt (Fig. 25 *Gr.*, Taf. XII) und liessen vorwiegend an ihrem Oberende mehr oder weniger ausgedehnte helle Theile erkennen, deren Inhalt den von mir angewandten Farbenreactionen nach mit dem Schleim identisch zu sein schien. Die Körnchen lagerten sich mit Vorliebe im protoplasmatischen Theil der Zellen ab, obwohl sie auch im hellen, schleimigen Abschnitt nicht ganz fehlten. Der helle und der dunkle Abschnitt verhielten sich in ihrer Ausdehnung umgekehrt proportionirt. Häufig sah ich Zellen, welche ganz mit hellem Inhalt gefüllt waren und die man ohne Anstand für eine Becherzelle, oder wenigstens für deren Modification halten dürfte; anderseits fehlte es aber auch nicht an solchen, welche beinahe mit protoplasmatischer Masse angefüllt waren und nur im kleinen Teil des Oberendes einen hellen Inhalt enthielten. Zellen mit Cuticularsaum fand ich fast niemals.

Ich kann mir diese Erscheinung nicht recht erklären. Vielleicht könnte man annehmen, dass es sich hier um die gewöhnlichen Cylinderzellen handelt, welche eine schleimige Metamorphose eingehen und andererseits die einmal aufgenommenen Körnchen als unverdaut wieder von sich auszuscheiden begriffen sind. Zu Gunsten dieser Annahme dürfte ein anderes Präparat derselben Gegend aus dem Thier *B*, welches keinen Darminhalt besass, herangezogen werden. Die gewöhnlichen Epithelzellen, wenn sie auch nicht gut erhalten waren, boten kein von der Regel abweichendes Aussehen dar, und zwischen ihnen fand man etwas längliche, doch charakteristische Becherzellen zerstreut vor.

Wie nun die einzelnen Punkte sich verhalten mögen, so ist es doch im Allgemeinen ganz sicher, dass die Nahrungsaufnahme von den Epithelzellen besorgt wird und nicht von den Interstitien derselben, was auch von anderer Seite fast schon zur Gewissheit erhoben worden ist.

Auch den viel gepriesenen Leukocyten möchte ich keine grosse Rolle zuschreiben, da ihr Vorkommen mit der Resorptionsthätigkeit des betreffenden Darmabschnittes in keinem constanten Zusammenhang steht. Allerdings sieht man ausser den protoplasmaarmen Formen, die vorwiegend in der Mucosa abgelagert

sich finden, zwischen dem Bindegewebe und in den Gefässen der Submucosa auch noch grössere Zellen, deren Granula an diejenigen des Epithels lebhaft erinnern, sodass man glauben könnte, sie dienen dazu, dieselben vom Epithel aus nach der Tiefe der Darmwand zu transportiren; dagegen muss man auch den Umstand in Betracht ziehen, dass die beiden Gebilde auch in denjenigen Orten, wo keine Resorption stattzufinden scheint, in Masse, ja sogar zuweilen viel zahlreichlicher, als sonst vorkommen.

Auf die Frage, wie die von dem Epithel aufgenommenen Speisetheile weiter befördert werden, kann ich nicht eingehen.

Pankreas.

Von Langerhans (157) wurde nachgewiesen, dass an den Secretionszellen des Pankreas drei Zonen zu unterscheiden sind, die acino-centrale Zone des Körnchenhaufens, die Zone des Kernes und die periphere Zone, ferner noch, dass es sogenannte centro-acinäre Zellen giebt und endlich, dass ausser den Secretionszellen auch noch Zellhaufen vorkommen, bestehend aus kleinen Gruppen von Elementen von meist ganz homogenem Inhalt und polygonaler Form mit rundem Kern und ohne Kernkörperchen.

Sodann hat Nussbaum das Vorkommen eines eigenthümlichen Gebildes, „sogenannten Nebenkernes," im Innern der secretorischen Zellen constatirt.

Heidenhain (105) hat nun über die Secretionszellen und ihre Bedeutung eine epochemachende Untersuchung vorgelegt, welche auch bei den späteren Forschern Anklang gefunden hat. Nicht so aber mit den intertubelären Zellhaufen sowie mit den Nebenkernen. Es sind so viel Ansichten ausgesprochen worden, welche sich aber schwer vereinbaren lassen. Wegen einer ausführlichen Besprechung verweise ich auf die Arbeiten von Laguesse (151), v. Brunn (33) und Anderen und möchte hier nur dasjenige hervorheben, was sich auf die histologischen Verhältnisse der Drüse bei den Reptilien bezieht.

So finde ich bei Hoffmann (117) folgende Beschreibung der Drüse der Schildkröten: „Die das Pankreas zusammensetzenden Drüsenbläschen sind mit langen cylindrischen Epithelzellen ausgekleidet, die einen äusserst feinen granulirten Inhalt und einen grossen, mehr oder weniger ovalen, glänzenden, mit

Kernkörperchen versehenen Kern einschliessen. Das Epithel des Ausführungsganges ist viel höher als das der Drüsenbläschen, indem es gewöhnlich die doppelte Länge des letzteren erreicht.

Langerhans (157) erwähnt, dass die Anordnung der Zonen in den Secretionszellen bei der Natter fehlt.

Platner (228, 229) bestätigt das Vorkommen der Nebenkerne bei den Reptilien (Emys europaea, Testudo graecea, Lacerta vivipara, Anguis fragilis, Tropidonotus natrix, Coronella laevis). Es sind meist halbmondförmige Körper, welche der dem Drüsenlumen abgewandten Seite des Kernes kappenförmig aufsitzen.

v. Braun (33) erwähnt, dass Harris und Gow „Secondary cell groups" sowohl beim Frosch wie bei der Kreuzotter beobachtet hätten.

Dagegen stehen im Original (98) der beiden genannten Forscher folgende Worte:

„In the pancreas of *Snakes* there were no secondary cell groups to be distinguished." (Vergl. S. 360.)

Auch sagt Lewaschew (167), dass er sie bei kaltblütigen Thieren kein einziges Mal gesehen habe.

Bei der Hatteria[1]) kann ich nur Folgendes anführen (Fig. 26):

Das Organ ist eine zusammengesetzte tubulöse Drüse. (Fig. 26, Taf. XI).

Auf dem Durchschnitt sieht man runde und schlauchförmige Gebilde. Es handelt sich einmal um Quer- *(D. q.)* und dann wieder um Längs- *(D. l.)* Schnitte der Drüsenschläuche und wieder andere Bilder stellen die intertubulären Ausführungsgänge *(A. g.)* dar. Jeder Drüsenschlauch *(D. l. u. D. q.)* ist innen mit secretorischen Zellen ausgekleidet. Dieselben sind von cylindrischer Form und haben granulirten Inhalt sowie einen runden Kern mit einem deutlichen Kernkörperchen. Die Granula der Zellen sind ziemlich grob und nehmen beinahe ihren ganzen Leib ein; jedoch lassen sie sehr oft den basalen Theil frei, woselbst der Kern sitzt. Der basale Theil, die Aussenzone der Autoren, ist so sehr reducirt, dass er um den Kern nur einen schmalen

1) Ich konnte nur das in Alkohol gehärtete Organ aus dem Thier A mikroskopisch untersuchen.

hellen Hof bildet. Der Kern ist ziemlich an die Basis gerückt und nur durch jenen schmalen Hof von der Wand geschieden; jedoch behält er seine runde Form noch bei. Er lässt sich durch Hämatoxylin gut färben. Ausser dem durch Eosin deutlich färbbaren Kernkörperchen sieht man in ihm verschiedene kleine Körner, welche vorwiegend nahe an der Kernmembran liegen.

Die intertubulären Ausführungsgänge (*A. G.*) führen kurz cylinderische oder kubische Zellen, das Protoplasma ist feinkörnig. Der runde Kern sitzt an der Basis und ist gut tingirbar. Die Zellen sind niedriger und schmäler als die secernirenden Drüsenzellen, wodurch die benachbarten Kerne einander näher zu liegen kommen, so dass man auf den ersten Blick den Ausführungsgang an den gedrängt stehenden Kernen erkennt.

Meine Untersuchungen über Nebenkerne, intertubuläre Zellhäufchen sowie centro-acinäre Zellen ergaben ein nur unsicheres Resultat. Nur sehr selten sah ich bei den mit Eosin-Hämatoxylin behandelten Präparaten kleine rothe gefärbte Klümpchen an der Basis der Zellen liegen; dagegen ziemlich häufig freiliegende Kernkörperchen; dabei waren die betreffenden Zellen heller aussehend, mit geringeren feinen Granula versehen und meist nach dem Lumen des Drüsenschlauches zu offen. An dem Kerne vermisste ich ein Kernkörperchen und fand die Granula im Innern des ersten gleichmässig vertheilt. Hier und da sah ich auch kleine in Hämatoxylin gefärbte Körner, die offenbar Zerfallsprodukte des Kernes sind, zu einer kleinen Anzahl vereinigt im Zellleib liegen. Der geschilderte Befund spricht also für ein abnormes Verhalten der Drüsenelemente, und sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei um eine mechanische oder chemische Veränderung derselben. Vom Nebenkerne kann also überhaupt keine Rede sein; ebenso wenig vermag ich auch das Vorkommen der intertubulären Zellhäufchen zu bestätigen. Die Zellgruppen, welche manchmal zwischen benachbarten Drüsenschläuchen sich finden, gehören meiner Ansicht nach den Leukocyten und deren Derivaten an; und so muss ich mich für die Angaben von Harris und Gow sowie von Lewaschew entscheiden.

Als centro-acinäre Zellen endlich könnten vielleicht diejenigen Zellen angeführt werden, welche häufig dem Lumen von längsgeschnittenen Drüsenschläuchen entlang laufen. Ihr Zellleib hat eine wenig charakteristische Form; ihre elliptischen Kerne

dagegen färben sich mit Hämatoxylin, sind fein und gleichmässig gekörnt und unterscheiden sich somit wenig von denjenigen der Zellen der intertubulären Ausführungsgänge.

Der Ductus pancreaticus besteht aus einer bindegewebigen Grundlage und einem darauf liegenden kurzcylindrischem Epithel. Die Epithelzellen sind gar nicht so lang, wie Hoffmann (117) für die Schildkröte angegeben hat. Sie sind nur halb so lang wie die Drüsenzellen.

Leber.

Eine genaue Schilderung über den Bau der Leber von Coluber natrix verdanken wir Hering. (108, 109). Die Leberzellen sind in Schläuchen angeordnet, welche mit einander communiciren. Jede Leberzelle wendet eine grössere Fläche dem Blutstrome, eine sehr kleine dem Gallenstrome, die übrigen den Nachbarzellen zu. Blut- und Gallenwege sind stets um den Durchmesser einer Leberzelle von einander entfernt, und die Maschen der Gallenwege sind ebenso gross, wie die der Blutwege. Auf senkrecht zur Axe des Schlauches treffenden Schnitten erkennt man, dass fünf und mehr Zellen im Umkreise eines Gallenweges gelegen sind. Die Kerne liegen sämmtlich an der Wand des Schlauches. Die mit Pflasterepithel ausgekleideten Gänge zeigen eine zartstreifige Hülle, begleiten die Pfortaderäste, bilden weitmaschige Netze um dieselben und ergiessen sich in die weiteren Gallenkanäle. Nur an sehr feinen Schnitten lässt sich der Uebergang der Absonderungsgänge in die Ausführungsgänge deutlich darlegen.

Sodann hat Eberth (54, 55) hervorgehoben, dass die nach dem Typus der Batrachier gebaute Leber durch den Reichthum an pigmentirten Zellmassen ausgezeichnet ist, welche zwischen den Blutgefässen und dem Leberparenchym eingeschaltet sind. Dieselben werden von einem bindegewebigen Gerüstwerk getragen und müssen selbst als Zellen der Bindesubstanz betrachtet werden. Diese eben erwähnten Zellenmassen lassen sich wieder scheiden in corticale und centrale. Ihre Einzelelemente bestehen aus Zellen von der Grösse farbloser Blutkörper und darüber, sie sind bald rund, bald durch gegenseitigen Druck etwas abgeplattet, oder auch unregelmässig durch den Besitz kurzer, mehr stumpfer Fortsätze. Was sie aber vor allem auszeichnet, ist der grosse Reichthum an

Kernen, so zwar, dass die mehrkernigen Zellen oft die einkernigen an Zahl überwiegen, und es darf als Regel betrachtet werden, dass man in einem Zerzupfungspräparat neben den kleinen, nur mit einem Kern versehenen Protoplasmahaufen eine grosse Zahl anderer mit zwei bis sieben Kernen findet. Die Zellen der corticalen wie der centralen Inseln zeigen amöboide Bewegung. Die Pigmentirung ist jedoch bei den Sauriern eine geringe, indem nur ganz vereinzelte pigmentirte Stromazellen angetroffen werden.

Peske (227) fand bei der Natter elastische Netze mit polygonalen Maschen, und dem entspricht auch die Angabe von Kupffer's (147), mittelst Böhm'scher Methode intralobuläre, wahrscheinlich elastische Fasern bei der Schildkröte nachgewiesen zu haben.

Valentini (296) gelang, bei Winterschildkröten durch Vergiftung mit Arsenwasserstoff Icterus zu erzeugen. In den Leberzellen fand er dann einen eisenhaltigen Körper und glaubte, denselben auf eine in den Zellen stattfindende Zersetzung des Hämoylobins mit gleichzeitiger Bildung von Gallenfarbstoff beziehen zu müssen.

Nächst Hering und Eberth haben Shores und Jones (202) eine genaue Untersuchung auch bei Testudo und Vipera angestellt. Es heisst wörtlich[1]): „The liver of the Tortoise is the most beautiful of all the tubular livers that we have seen. It is composed of large cells having a clear outer zone and a dense collection of reddish granules forming an inner zone around the lumen which but for this fact would not be very conspicuous. The nuclei lie near the periphery of the cells, four to six rows of which form the tubule. The blood channels are of large, but very varying calibre, and are enclosed by a nucleated endothelial wall which is adapted to the irregular surfaces of the tubules around them. Apart from this endothelial wall there is no basement membrane. There is no indication of a lobule. The ducts occupy their usual situation beside the larger blood-vessels, have the usual structure and are not very numerous. The Tortoise's liver contains pigment-masses resembling those of the newt but larger.

1) pag. 417.

The liver of the Viper is in the main very like that of the Tortoise, but its cells and its tubules are smaller. The cells do not present the marked outer clear zone and the condensation of granules around the lumen which is seen in the Tortoise, but are more evenly granular." Im Uebrigen bestätigen die genannten Autoren den Befund von Hering bei Coluber natrix.

Sodann hat Retzius (240, 241) genaue Untersuchungen über Gallencapillaren angestellt und fand, dass sie auch bei Reptilien (Coluber, Anguis und Lacerta) sich dichotomisch verzweigen und keine netzförmige Anastomose, sondern nur eine geflechtartige Anordnung aufweisen.

Nach Krause (145) sind bei der Testudo graeca die Leberzellen netzförmig angeordnet; die Gallencapillaren verlaufen stark geschlängelt. Ihre Contouren bilden nach Innen eine scharfe Linie und hängen nach Aussen ohne scharfe Grenze mit dem Protoplasma der Leberzellen zusammen. Die Zellen der Gallengänge haben ein fein granulirtes Protoplasma. In den grösseren Gängen finden sich cylindrische oder kubische Zellen, welche aber in den feineren Gängen immer flacher werden und ohne Mittelformen in die Leberzellen übergehen. Die Gangzellen haben einen gut entwickelten Cuticularsaum. Die Leberzellen, welche nach Krause direct die Gallencapillaren begrenzen, haben in ihrem Protoplasma eine grosse Anzahl Stränge, welche von der Capillarwand her strahlen, ferner auch noch ringförmige Granula. Bei Lacerta stirpium und viridis fehlt der Uebergang des Gallenganges in die Gallencapillaren und die Leberzellen sind hoch, cylindrisch und haben um den Kern verdichtetes Protoplasma; auch die von der Capillarwand ausstrahlenden Stränge kommen vor.

Die aus allerneuester Zeit stammenden Untersuchungen von Braus (30) ergaben: 1) dass die Reptilienleber im Allgemeinen netzförmig tubulös gebaut sind, 2) dass die Gallencapillaren meist ungleich weit sind und spärliche Seitencapillaren besitzen, welche zum grössten Theil an den Zellkanten liegen und nach kurzem Verlauf blind endigen, 3) dass in den Leberzellen der Nattern intracelluläre Secretstrassen vorhanden sind, welche mit den Gallencapillaren in offener Verbindung stehen und 4) dass die Leberzellen der Nattern Nebenkörper, vielleicht archiplasmatischer

Natur, enthalten. Im Uebrigen ist das Zellprotoplasma bei den Nattern in der Nähe der Gallencapillaren dicht und nach der Gefässcapillare zu hell, bei den anderen Reptilien trifft man den ganzen Zellleib sehr hell und bei Anguis endlich ist ein grosser Theil der Helligkeit der Zellen auf fettartige Substanzen zurückzuführen. Der Kern ist nicht immer rund; bei den Nattern fand der genannte Forscher einen halbmondförmigen und beim Waran eine trichterförmige Einstülpung der Kernmembran in das Kern-Innere. Die oft zu beobachtenden zahlreichen Einschlüsse in den Zellen stellten sich bei Waranus als hellgelbe, bei Tropidonotus als blaugrüne Kugeln dar, nach Anwendung von Biondi's Farbengemisch. Was endlich die Pigmentzellen der Leber angeht, so glaubt Braus, dass sie bei den niederstehenden Reptilien in grösserer Anzahl vorkommen.

Leber der Hatteria (Fig. 27, Taf. XI).

Auch hier sind die Leberzellen in der Form von Schläuchen angeordnet, welche sich verzweigen und unregelmässig gewunden verlaufen (*D. l.*). Zwischen den Schläuchen findet man feinfaseriges Bindegewebe mit Blutgefässen (*Bl. G.*) und Pigmentzellen (*Pig.*). Das Bindegewebe ist an manchen Stellen zu dichten Haufen gruppirt, wo man dann gewöhnlich grössere Gefässe und Gallengänge trifft. Häufig sieht man auch, dass von der Scheide eines inmitten zahlreicher Schläuche liegenden grossen Blutgefässes eine reichliche Anzahl Bindegewebszüge radienförmig ausgehen, welche die Zellenschläuche abkammern helfen. Die einzelnen Leberzellen sind im Allgemeinen von kubischer Form oder etwas höher, sitzen mit ihrer Basis dem Gewebe des Drüsenschlauches auf, an dem auch kleine Blutgefässe von aussen anliegen und sehen mit ihrer Spitze nach dem Lumen des Drüsenschlauches hin.

Der Zellleib ist zum grossen Theil hell, nach dem Drüsenlumen zu aber bedeutend verdichtet und hat eine ziemlich dichte, bräunlich gelbe Körncheneinlagerung. Der runde Kern liegt an der Basis und enthält ein rundliches Kernkörperchen, sowie viele feine Körnchen, welche sich namentlich an der Kernperipherie anhäufen. Das Lumen des Schlauches erscheint auf dem Längsschnitt bloss als eine stellenweise verdickte, gewunden verlau-

fende Linie, erweist sich aber auf dem Querschnitt als eine runde Oeffnung, welche von der verdichteten Membran durch 6—7 um sie herumlagernde Zellen scharf begrenzt ist (*D. q.*). Eine eigene Wandung kommt ihm ausserdem nicht zu.

Feine Gallenwege haben zur inneren Auskleidung nur platte Zellen; mit der Zunahme ihrer Dicke aber werden die Zell-Elemente höher, sodass bei grösseren Gängen, welchen man hie und da innerhalb des verdichteten Bindegewebshaufens zusammen mit grösseren Blutgefässen begegnet, kubische oder cylindrische Zellen (*A. g.*) auftreten. Solche Zellen haben ein fein granulirtes Protoplasma und einen rundlichen Kern an der Basis; ein eigentlicher Cuticularsaum kommt nicht vor, nur das Protoplasma ist nach dem Lumen zu verdichtet.

Die pigmentirten Zellen (Fig. 27 a *Pig.* u. Fig. 27 b) liegen als Inseln zwischen den Drüsenschläuchen zu mehreren vereinigt und haben dichte dunkelbraune Pigmenteinschlüsse. Es giebt auch einige, welche zerstreut und wenig pigmentirt sind, und an solchen Zellen lässt sich die Formbeschaffenheit besser erkennen; sie sind dann vorwiegend vieleckig, rundlich oder spindelförmig, selten auch verzweigt und haben in den meisten Fällen nur einen Kern. Dem äusseren Aussehen nach könnte man sie zu der Categorie der Leukocyten rechnen. Ob sie die Bedeutung haben, das in den Leberzellen zu verarbeitende Material in sich aufzuspeichern und erst allmählich an jene abzugeben, wie Asch (6) meint, oder ob ihre Einschlüsse vom Darm herstammen und hier zu Grunde gehen, wie Oppel (213, 214) annimmt, lasse ich dahingestellt.

Gallenblase (Fig. 28, Taf. X).

Die Wandung der Gallenblase besteht aus einer compacten, bindegewebigen (*Bg.*) Grundlage und einer darauf sitzenden Schicht des Epithels. Die Elemente des letzteren sind von einer cylindrischen Form (*Ep.*), welche sich nach unten ein wenig verjüngt. Das Protoplasma ist aber feinkörnig und nach dem oberen Ende der Zellen zu verdichtet, sodass man hier von einer Art Cuticularsaum sprechen kann. Das untere Ende der Zellen ist mit feinen Zacken versehen und liegt der bindegewebigen Grundlage nur auf. Die Kerne der Epithelzellen sind der Gestalt der

letzteren entsprechend, auch länglich und liegen etwa in der mittleren Höhe des Zellleibes. Selten sieht man rundliche oder ein wenig verzerrte Kerne zwischen den Fussenden der Epithelzellen eingeschaltet. Offenbar hat man es dann mit Leukocyten zu thun, was auch schon Rüdinger (245) betont hat.

Die Ausführungsgänge der Galle, Duct. choledochus, haben in ihrer Wandung ein vorwiegend circulär angeordnetes System von Bindegewebe. Die Innenfläche wird mit einem Cylinderepithel ausgekleidet, welches den nämlichen Charakter aufweist, wie das der Gallenblase.

Anhang.

Milz.

Der feinere Bau der Milz von Lacerta und Anguis wurde von Wilhelm Müller (197) eingehend untersucht, und ich kann seine Angaben im Wesentlichen auch bei der Hatteria bestätigen.

Das Organ (Fig. 29, Taf. X) ist von einer fein-fibrösen Bindegewebskapsel umgeben, welche in das Innere immer feinere Fortsätze abgiebt und dadurch ein reticuläres Maschenwerk erzeugt.

Das Parenchym zerfällt in Pulpa und Malpighi'sche Körperchen. Die Pulpa ist mit Blutzellen und deren Derivaten erfüllt.

Die Malpighi'schen Körperchen (*Malp.*) stellen je nach dem Schnitt ein rundliches oder ein elliptisches Gebilde dar. Man sieht sehr deutlich, dass sie in Folge der Einlagerung farbloser Blutzellen in die Arterienscheide zu Stande kommen. In der Mitte eines solchen Malpighi'schen Körpers sieht man ein Gefässlumen, begrenzt von flachen Intimazellen, die übrige Gefässwand, insbesondere die Adventitia, zeigt sich aufgelockert und fast von den farblosen Blutzellen verdrängt.

Die zelligen Elemente des ganzen Organes sind: Farbige und farblose Blutzellen, sowie Derivate derselben.

Zur Untersuchung der Zellelemente habe ich nur Biondi'sche Farbstoffmischung angewandt. Bei einem damit behandelten Präparat trifft man folgende Arten von Zellen:

1. Die farbigen Blutzellen, erscheinen roth und enthalten einen grün gefärbten Kern. Die Form der Zellen ist elliptisch, die des Kernes rundlich. Beide sind fein granulirt.

2. Die farblosen Blutzellen, sind meistens rund und viel

kleiner als die farbigen. Auf den ersten Anblick sehen sie so aus, als ob sie nur aus Kernen beständen; bei genauer Betrachtung stellt es sich jedoch heraus, dass sie von einem blassroth gefärbten Hof von Protoplasma umgeben sind.

3. Blutzellenderivate, lassen sich wenigstens in zwei Hauptgruppen unterscheiden:

a) Grössere oder kleinere, meistens rundliche, oder auch anders geformte Zellen, welche dunkle Pigmentkörnchen enthalten. Der Zellleib färbt sich orange und der Kern grün.

b) Aehnlich geformte, aber viel stärker granulirte Zellen, die sich roth färben.

Ausser diesen zwei Haupttypen scheint es noch Uebergangsformen zu geben, über die ich jedoch keine Erfahrungen besitze.

Starke Balkensysteme innerhalb des Parenchyms sowie die sie begleitenden Muskelfasern fehlen bei der Hatteria. Auf die Verhältnisse der Blutgefässe kann ich nicht eingehen.

B. Athmungsorgane.

Kehlkopf und Luftröhre.

Ueber den Epithelüberzug sagt Schulze (258), dass bei allen luftathmenden Wirbelthieren der zur Einführung der Luft in die Lunge bestimmte Canal mit Flimmerepithelien ausgekleidet ist, zwischen denen auch Becherzellen vorkommen, und zwar je durch 3 bis 6 oder 2 bis 4 Zellen getrennt.

Die Schleimhaut selbst ist nach Hoffmann (117) bei Schildkröten gewöhnlich nur sehr dünn, dagegen sehr reich an Blutgefässen und grossen lymphoiden Räumen. Schleimdrüsen sind nicht beobachtet worden. Zuweilen wird der zwischen dem Epithelium und dem Knorpel des Bronchus sich befindende Raum von einem Lymphraum vollständig eingenommen.

Kehlkopf der Hatteria.

Das Organ setzt sich aus folgenden Schichten zusammen:

1. Schleimhaut,
2. Submucosa,
3. Knorpel mit Perichondrial-Bindegewebe,
4. Muskelschicht.

An die Muskelschicht schliesst sich das submucöse Gewebe des Oesophagus an.

1. Die Schleimhaut. Die Schleimhaut stellt eine Fortsetzung derjenigen des Munddarmes dar und bildet im Innern des Kehlkopfes zwei querliegende Falten, von denen die eine, oralwärts sitzende, an der Grenze zwischen dem unteren Ende des vorderen Aryknorpels und dem vorderen Bogen des hinteren Ringknorpels liegt, während die zweite, bedeutender ausgeprägte, zwischen dem letztgenannten Knorpel und dem ersten Trachealknorpel in der dorso-ventralen Richtung sich ausspannt. Das Epithel ist je nach den Gegenden verschieden. Am Eingang des Organes besteht ein geschichtetes Pflasterepithel, welches dem äusseren Aussehen nach demjenigen der Mundhöhle fast gleicht; tiefer im Binnenraum tritt dann ein mehrzeiliges Epithelium auf, welches auch die genannten Falten überzieht und abwärts allmählich in dasjenige der Trachea übergeht. Seine Elemente sind weitaus der Mehrzahl nach Becherzellen, zwischen welchen vereinzelt oder manchmal gruppirt schlanke cylindrische Flimmerzellen sich finden. Diese beiden Formen bilden die oberflächliche Schicht. Unter ihnen folgen dann zwischen ihren basalen Theilen eingekeilt Reihen von spindelförmigen und rundlichen Zellen (Zwischen- oder Keilzellen und Basal- oder Rudimentzellen der Autoren).

Die oberflächlichen Becherzellen sind im Allgemeinen schlank und schliessen einen oberen hellen schleimhaltigen und einen unteren protoplasmatischen Abschnitt in sich ein. Der schleimige Abschnitt ist immerhin ein wenig erweitert, manchmal blasenförmig aufgetrieben. Der Schleiminhalt kann aber auch so sehr zunehmen, dass die ganze Zelle ein helles ovales Aussehen gewinnt. Der basale protoplasmatische Theil ändert seine Form und Ausdehnung nach dem Volum des Schleiminhaltes und läuft peripherwärts allmählich einfach verjüngt oder gabelig getheilt aus. Wie dieser protoplasmatische Theil, so ist auch die Form und Lage des Zellkernes verschiedenen Schwankungen unterworfen. Bei einem mässigen Schleimgehalte der Zellen liegt er etwa in der Mitte derselben und ist länglich oval; mit der Zunahme des Schleimes rückt er nach der Basis der Zelle zu und ist mehr abgeplattet.

Die Flimmerzellen sind etwas zarter als diejenigen des

Oesophagus, zeigen aber deutliche Cilien, an deren Aufsatz auf dem Zellkörper eine glänzende Querlinie sich wahrnehmen lässt. Der fein granulirte Protoplasmaleib schliesst einen ebenfalls fein granulirten länglich ovalen Kern etwa in seiner mittleren Höhe ein und endet basalwärts meist fadenartig.

Sowohl Becher- wie Flimmerzellen erreichen mit ihren basalen Enden das Grundgewebe der Schleimhaut, dem sie aufsitzen, ohne mit ihm organische Verbindung einzugehen.

Keil- und Basalzellen besitzen einen protoplasmatischen Leib, sind länglich spindelförmig, eventuell eckig rundlich gestaltet und erreichen ebenfalls das basale Gewebe der Mucosa.

Die Schleimhaut zeichnet sich ferner an der dorsalen Partie des Organes durch mehrere abwärts in die Trachea sich fortsetzende Reihen von Vertiefungen aus, welche mit Becherzellen ausgestattet sind, die wohl an Stellen von sonst fehlenden Drüsen fungiren. An der zweiten Querfalte sah ich auch kleinere Einsenkungen mit Becherzellen. Leukocytenansammlungen in und unter dem Epithel habe ich nur sehr selten beobachtet. Capillaren unter der Epithelschicht sind häufige Vorkommnisse, jedoch sind sie nicht in dem Grade auffallend, wie es von Hoffmann (117) bei Schildkröten betont worden ist.

2. Die Submucosa. Die Submucosa ist mächtig ausgebildet und ziemlich compact, sie zeichnet sich durch kernreiches feinfaseriges Bindegewebe mit reichlicher Beimischung von elastischen Fasern aus. Auffallend reichliche Lymphspalten finden sich nicht.

3. Kehlkopfknorpel. Jeder Kehlkopfknorpel ist allseitig von wohlgeordnetem Bindegewebe umschlossen, von hyaliner Natur mit bekannten Strukturverhältnissen.

4. Muskelschicht. Die Muskelschicht besteht aus quergestreiften Fasern, deren Natur schon aus der Anatomie bekannt ist. An den Stellen, wo Knorpel und Muskel fehlen, geht das submucöse Gewebe des Kehlkopfes direkt in dasjenige des Oesophagus über.

Trachea (Fig. 30, Taf. XII).

Die Trachea setzt sich aus den bekannten Schichten zusammen; zunächst kommt die Schleimhaut, dann das submucöse Gewebe und der Knorpel, an den sich die Submucosa des Oeso-

phagus, welcher den Luftweg bis zum Eintritt desselben in die Lunge begleitet, anschliesst.

Das Epithel (*Ep.*) der Schleimhaut ist hier höchstens zweizeilig, indem sich unter den oberflächlichen Becher- und Flimmerzellen, welche hier beide etwas niedriger werden und mit breiterer Basis dem Mucosa-Gewebe aufsitzen, nur eine Reihe von rundlichen oder manchmal verzerrten protoplasmaarmen Elementen, Basalzellen eingelagert finden.

Das submucöse Gewebe (*S. m.*) wird dünner, die elastischen Fasern werden etwas geringer aber derber und dieses gilt auch für die Bindegewebsfasern.

Die einzelnen Trachealknorpel (*K.*) sind ebenfalls hyaliner Natur und beschreiben nach hinten offene Ringe, sodass hier die Submucosa der Trachea mit der gleichen des Oesophagus mittelst reichlich eingelagerten Fettgewebes (*F. g.*) sich verbindet. Auch die Schleimhaut bildet an dieser Stelle longitudinale Vertiefungen (*T.*), die im Querschnitte wie Krypten aussehen; sie stellen offenbar Fortsetzungen derjenigen des Kehlkopfes dar und sind ebenfalls mit oft ausgebauchten Becherzellen versehen. Auf einem Querschnitt aus dem oberen Theil der Trachea habe ich über 20 solcher Vertiefungen gezählt.

Auch der Bau des kurzen Bronchus gleicht im Wesentlichen dem eben geschilderten. Im Epithel werden jedoch die Flimmerzellen zahlreicher. Die Submucosa wird weit dünner, sodass der schwächere, mehr unvollständig ausgebildete Knorpelring nur durch eine schmale Bindegewebsschicht von der Schleimhaut getrennt ist. Die Knorpelschicht hört übrigens an der Wurzel der Lunge auf.

Lunge.

Leydig (167) schildert den histologischen Bau der Lunge von Lacerta agilis, wie folgt: Die Innenfläche wimpert, die Wand ist mit Muskeln ausgestattet, namentlich bestehen die Septen bis zur Spitze der Lungen aus glatten Muskeln. Die Knorpelstreifen, welche bei anderen Reptilien (Crocodilus, Monitor, Testudo) als Ausläufer der Bronchialringe in die Lungensäcke verfolgbar sind und die Eingänge in das Maschennetz ausgespannt erhalten, sind bei L. agilis nur an der Wurzel der Lunge noch vorhanden. Man sieht bei geeigneter Behandlung, wie an

dieser Stelle Streifen hyalinen Knorpels von einfacher oder ästiger Form in die Lungenbalken ausstrahlen und zuletzt als Knorpelinseln aufhören.

Nach Hoffmann (117) bildet die histologische Grundlage des ganzen Lungengewebes bei Sauriern und Hydrosauriern wie bei Schildkröten und Amphibien ein von feinen elastischen Fasernetzen durchzogenes, faseriges Bindegewebe, in welchem sternförmige, mit schwarzer, körniger Masse erfüllte Pigmentzellen bei einigen (Chamaeleon, Scincus) spärlich vorkommen, bei anderen (Lacerta, Alligator) gänzlich fehlen. In dem bindegewebigen Stroma des Lungenparenchyms kommen glatte Muskelfasern oft so reichlich abgelagert vor, dass sie die Hauptmasse des ganzen Gewebes ausmachen. Sie sind für die Athmung von grosser Bedeutung. Ueber Epithelüberzug und Capillaren erwähnt Hoffmann in Uebereinstimmung mit Schulze, dass die respirirenden Flächen von einem aus grossen polygonalen Zellen bestehenden Alveolenepithel bekleidet werden, während die freien Ränder aller höheren Septen und Leisten, sowie die Innenfläche der Bronchusfortsetzung ein niedriges Wimperepithelium tragen. Die respiratorischen Capillaren sind der Alveolarwand nur mit einer Seite angewachsen, während die mit ihrem grössten Umfange frei in den Luftraum der Alveole vorspringende Fläche von einem Plattenepithel vollkommen zugedeckt ist.

Die neuere Untersuchung von Milani (189) bestätigt durchaus die Angabe Schulze's[1]) und bringt nichts besonderes Neues.

Lunge der Hatteria (Fig. 31, Taf. XII).

Die Lunge stellt einen hohlen Sack dar, von dessen Wand zahlreiche gewundene und manchmal verzweigte Septa (*Sp.*) gegen das centrale Lumen vorspringen und mit einem bedeutend verdickten Rande (*fr. R.*) frei enden. Dieses Verhalten kann man sich am besten auf einem Querschnitt des Organes vergegenwärtigen. Die Grundbestandtheile der Septa wie der Sackwand sind glatte Muskelfasern (*M.*) und Bindegewebe mit hinzutretenden Blutgefässen und Nerven. Ein besonders nennenswerther Reichthum an elastischen Fasern ist nicht wahrzunehmen. Die

1) Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.

glatten Muskelfasern laufen in verschiedenen Richtungen, jedoch sind sie an den freien Rändern der Septa immer in der Längsrichtung des Organes angeordnet, etwas derber und bilden compakte Bündel (*M.*), welche von den Bindegewebsfasern umhüllt sind. In den letzteren verlaufen dann die Blutgefässe und Nerven. Auch kleinere oder grössere Lymphspalten lassen sich hie und da beobachten. Das die ganze innere Oberfläche des Organes überziehende Epithel zeigt je nach den Gegenden ein verschiedenes Verhalten. An dem freien Rand der Septa setzt es sich zusammen aus einer oberflächlich liegenden Schicht ziemlich hoher Flimmerzellen (*E. 1*) mit deutlich wahrnehmbaren Cilien und einer zweiten Schicht, den Basalzellen. Nach der Basis der Septa werden die Flimmerzellen successive niedriger, verlieren ihre Flimmerhärchen (*Ep. 2*) und werden endlich im Bereich der Alveolen abgeplattet und breit. Von Basalzellen ist hier kaum eine Spur vorhanden.

Ueber die Beziehung der Epithelzellen zu den Capillaren kann ich die vortreffliche Angabe von Schulze und Hoffmann nur bestätigen. Auch Oppel (213) erwähnt ein ähnliches Verhalten bei Proteus anguineus. Es heisst dort: „Vom freien Ende dieses Cylinders[1]) geht ein kleiner Fortsatz ab, der umbiegend sich über die anliegende Capillare wölbt, um sich über der Capillare mit demjenigen anderer Zellen zu verbinden. So bilden je zwei Zellen einen Bogen und mehrere solche einen Tunnel."

Durch die Doppelfärbung mittelst Eosin-Hämatoxylin konnte ich mich von der besprochenen Anordnung sehr klar überzeugen. Ein deutliches Bild gewährt die Alveolenwand, da die Zellen lange nicht so dicht aneinander stehen, wie an den freien Rändern der Septa oder in deren Nähe; nur sind die die Capillaren überbrückenden Zellen hier mehr abgeplattet und nicht cylindrisch.

Ziemlich dichte Leukocyten-Ansammlungen lassen sich an vielen Stellen, besonders an den stärkeren Septen unterhalb der Epithelzellen, nachweisen; zerstreut finden sie sich auch zwischen den letzteren.

Hier ist wohl der passende Ort, der Beziehungen zwischen Flimmer- und Becherzellen zu gedenken.

1) d. h. Cylinderzelle.

Schon im Jahre 1867 sprach Knauff (136) aus, dass die Becherzellen ein Stadium der Metamorphose der Flimmerzellen darstellten. Dieser Auffassung trat Eimer (64) mit der Behauptung entgegen, dass die Becherzellen ihrem ganzen Wesen nach vollständige Gebilde seien, obgleich er angibt, selbst auch isolirte Becherzellen mit Flimmerhärchen beobachtet zu haben. Kölliker (141) wollte die Entstehung der genannten Zellen auf die Ersatzzellen zurückführen, und zwar der Art, dass ein Theil von ihnen zu Flimmerzellen und ein anderer, an Zahl geringerer Theil, zu Becherzellen sich umbilde; jedoch liess er immerhin die Möglichkeit zu, dass auch die Flimmerzellen durch Verlust ihrer Wimpern in die Becherzellen übergehen können. Wieder anders äusserte sich Drasch (51, 52). Nach ihm besteht das Trachealepithel der Säugethiere nämlich aus Basal-, Keil- und Flimmerzellen, und die Becherzellen seien nichts anderes als Uebergangsstadien von Keilzellen zu den Flimmerzellen. Die darauf folgenden ausführlichen Untersuchungen von Walles Björkmann (304) vermochten zu der Theorie von Drasch nichts Positives beizutragen; beide Forscher machten übrigens auf Flimmerhärchen aufmerksam, welche in der Mündung der Becherzellen noch haften bleiben. Flemming (73) war ganz entschieden anderer Meinung als Drasch und liess Becherzellen aus Flimmerzellen hervorgehen. In seiner ausführlichen interessanten Literaturbesprechung äusserte sich auch Stöhr (281) ganz entschieden gegen Drasch.

Indessen steht die Lehre von Drasch doch nicht vereinzelt da; so spricht sich Schnitzler (255) in einer unter der Leitung v. Kupffer's verfassten Dissertation dahin aus, dass das Trachealepithel der Katze aus Basal-, Keil- und Flimmerzellen bestehe, von denen die ersteren zuerst in Becherzellen und die letzteren dann in Flimmerzellen als Dauerform sich verwandeln.

Die Frage ist also die, ob die Becherzellen Elemente sui generis sind, oder ob sie aus einer anderen Zellenart hervorgehen, und alsdann aus welchen?

Das Trachealepithel der Hatteria ist nun insofern ein geeignetes Objekt, als es fast ausschliesslich aus Becher- und Flimmerzellen besteht, und die einzelnen Elemente gross und in ihrer Form ziemlich scharf von einander zu trennen sind.

So ist es mir mehrmals geglückt, Flimmerzellen (Fig. 32

F. 2, Taf. XII) mit einem schleimigen Inhalt zu sehen. Sie bilden deutliche Uebergangsformen zu Becherzellen (*B. 2*). Der Vorgang ist, so viel ich verfolgen konnte, folgender: Es tritt anfangs zwischen Kern und Oberende ein rundlicher Körper (*F. 2*) auf. Derselbe vergrössert sich allmählich, zeigt ein helles Aussehen, verdrängt, unter Auftreten einer netzartigen Structur, den Kern nach unten und erreicht aufwärts auch den Flimmersaum. Dieser wird dann ebenfalls in die Metamorphose mit einbezogen (*B. 1*), ohne aber abgestossen zu werden, wie man öfters glaubte. Nach Ablauf dieses Prozesses wird der Inhalt entleert; die Zelle zieht sich zusammen, oder anders ausgedrückt: sie wird von den umstehenden Zellen zu einem schmalen Körper zusammengedrückt, der dann den oft erwähnten Keil- oder Zwischenzellen entspricht. Was aus dieser geschrumpften Zelle weiter wird, weiss ich nicht; doch liegt die Vermuthung nahe, dass sie sich wieder zu einer Flimmerzelle regeneriren wird. Ausser der genannten Form der Entwickelung der Becherzellen kann es sich auch um diejenige aus indifferenten Zellen handeln, und dieser Bildungsmodus gilt namentlich für die Becherzellen in den Schleimhautvertiefungen oder Krypten. Die Präexistenz von Flimmerzellen auch in diesen Schleimhautvertiefungen anzunehmen, ist kaum wahrscheinlich; dagegen kann ich nicht glauben, dass die Becherzellen durch Erwerbung von Cilien sich direct in die Flimmerzellen verwandeln und ebenso wenig, dass sie mit der Entleerung ihres Inhaltes zugleich zu Grunde gehen.

Da nun meine Beobachtungen sich ausschliesslich auf Hatteria beschränkt, so weiss ich nicht, in wie weit sie in ihren Resultaten einer Verallgemeinerung fähig ist und ob es sich nicht gerade hier um einen Ausnahmefall handelt. Doch scheint mir dies wenig wahrscheinlich. Es ist also sehr zu wünschen, dass die betreffende Frage, deren Beantwortung ja seit Knauff, d. h. schon 30 Jahre lang, immer noch auf schwankendem Boden steht, durch erneute willkommene Beiträge doch einmal endgültig gelöst werden möge.

Anhang.

Schilddrüse.

Bei der Schildkröte finden wir folgende Angabe von Baber (9, 10): The vesicles are sometimes, but not usually, branched.

The epithelial cells. In the Tortoise they are distinctly columnar. A double line of demarcation is often seen on the summits of the epithelial cells.

Reticulum. — On viewing from the surface the epithelium of the vesicle in the thyroid gland of the Tortoise hardened in chromic acid, a delicate network is seen running between the individual epithelial cells, which stains darkly with haematoxylin. This reticulum, which is probably formed by coagulated intercellular substance, is seen to be thickened at intervals. — In spirit, and in osmic acid preparations, this reticulum is also observed in a surface view. In a profile view of the epithelium of the Tortoise there are seen at intervals amongst the epithelial cells, narrower cells with much elongeted nuclei, which latter take the hämoxylin stain more darkly than the nuclei of the epithelial cells. — Probably these are more or less branched cells, which are situated in the swollen part of the reticulum.

Basement membrane. — In the osmic acid preparation of the Tortoise, where the wall of a vesicle happens to be cut obliquely, lying outside the epithelium, is seen the nucleated membrane formed by the endothelial cells of the lymphatics, and on this are observed fine wavy striae, which are evidently due to a delicate lager ot connective tissue interposed between the endothelium and epithelium in which the capillary blood vessels ramy. . . . . I have not observed any other form of basement membrane, nor have I been able to detect by maceration in Müller's fluid, any basement membrane resembling the „Drüsenkörbe“ described by Boll.

Contents. — The following are the chief constituents of the contents of the vesicles:

a) Homogenous or granular material (Colloid),
b) Red blood-corpuscles,
c) Colourless blood-corpuscles,
d) Rounded masses, which stain darkly with haematoxylin or of a bright yellow colour with picrocarminate of ammonia (Schildkröte scheint nicht untersucht worden zu sein),
e) Crystals and Pigment (erstere bei der Schildkröte, das zweite beim Frosch angegeben).

Parenchym. Besondere Angaben für die Schilddrüse fehlen. In Bezug auf die Schilddrüse vom Hund sagt er: „I

described and figured, as normal structures in the thyreoid gland of the Dog, some large round cells provided with a single oval-shaped nucleus, to which I applied the term „parenchymatous cells".

Lymphatics. — In the thyreoid gland of the Tortoise a network of lymphatics can be injected by the method of puncture, of which the smaller ramifications run between almost all individual vesicles.

Bloodvessels. — In the Tortoise I have frequently observed, in transverse section of the epithelial walls of the vesicles projections of the capillaries between the epithelial cells, towards the interior of the vesicles.

Auf den Bau der Schilddrüse bei den höheren Thieren will ich nicht eingehen, obwohl er schon von vielen Seiten untersucht worden ist. Es scheinen doch noch einige strittige Punkte übrig zu sein; so z. B. ob die Epithelzellen eine Cuticula haben (Zeiss), ob sie Basalmembran haben (Anderson), ob sie in zwei Arten, Haupt- und Colloidzellen, zu theilen sind (Langendorff, Hürthle).

Hatteria (Fig. 33, Taf. XIV).

Bei der Hatteria ist das Organ aussen durch eine bindegewebige Kapsel umhüllt, von welcher zahlreiche Fortsätze ins Innere eindringen und die einzelnen Follikel von einander scheiden. Diese machen den wesentlichen Bestandtheil des Organes aus und stellen auf dem Schnitte rundliche oder etwas längliche Lumina von verschiedener Grösse dar. Die grösseren Follikel nehmen vorwiegend den centralen und die kleineren den peripherischen Theil des Organes ein, obwohl vereinzelte kleinere Follikel auch im ersteren Theil zwischen den grösseren vorkommen können. Hie und da sieht man, dass die Follikel mit Seitenzweigen versehen sind. Die Epithelzellen des Follikels sind cylindrisch, aber nicht sehr hoch, ja in manchen Follikeln erscheinen sie kubisch; demnach könnte man zwei Unterabtheilungen machen: Follikel (*F. l.*) mit einem cylindrischen und solche mit einem kubischen Epithel (*F. q.*) Beide Formen sind aber nicht scharf auseinander zu halten, denn es giebt viele Zwischenformen zwischen ihnen. Die rundlichen Kerne stehen in der Mitte des Zellleibes oder sind etwas höher gerückt. Der Zellleib ist fein

granulirt und nach dem Lumen zu mit einem etwas verdichteten oberen Rand abgegrenzt. Von einer Cuticula kann man nicht sprechen, ebensowenig auch von einer structurlosen Basalmembran. Die Zellen sitzen auf einer feinen, mit flachen Kernen versehenen Lamelle, welche andererseits mit einer Capillarwand zusammenhängt. Im Lumen vieler Follikel sieht man eine geronnene Masse, Colloidmasse, welche sich durch Farbstoffe gut färbt, ferner vereinzelte freie Kerne und Zellreste.

Im interstitiellen Gewebe kommen ausser lockeren Bindegewebsfasern auch noch zahlreiche Fettzellen und Pigmentzellen vor. Die Kerne des Bindegewebes sind an manchen Stellen abgeplattet spindelförmig, sodass sie an einem Hämatoxylinpräparat eine grosse Aehnlichkeit mit denen der glatten Muskelfasern aufweisen.

Die Fettzellen liegen überall zerstreut, doch kommen sie mit Vorliebe in der Peripherie vor und bilden eine ansehnliche Masse, als ob sie die hier gelegenen Follikel verdrängt hätten.

Die Pigmentzellen sind einzeln oder gruppirt vorhanden, haben verschiedene Formen und gelbbraune Körnchen in ihrem Leib. Sie unterscheiden sich äusserlich in nichts von den Formen, welche sonst in anderen Organen vorkommen.

C. Harn- und Fortpflanzungsorgane.

Niere.

Leydig (169) führt nur an, dass man auf der frischen Niere der Lacerta agilis mit der Lupe eine schöne blattartige Zeichnung von gelblicher Farbe auf rothgrauem Grunde bemerkt und dass bei der näheren Untersuchung des Organes der aschgraue Ton sich auf die Masse der eigentlichen Harnkanäle bezieht, während die gelblichen Figuren von den mit Harn gefüllten Sammelgängen herrühren.

Weit genauere Angaben verdanken wir Heidenhain (104), und dies gilt speciell für die Niere der Ringelnatter. An die Malpighi'sche Kapsel schliesst sich ein enges Kanalstück mit Flimmerepithel. Darauf folgt ein weiteres, mit Cylinderepithel ausgestattetes, dessen Zellen fein granulirt sind und oft grössere und kleinere Tröpfchen eines grünlich-gelben Fettes enthalten. Weiterhin folgt ein zweites flimmerndes Stück. Eine Abtheilung mit Stäbchenepithel fehlt (welches aber beim Frosch deutlich

sichtbar ist); statt dessen treten niedrige, blasse Zellen mit grossen Kernen auf. Vor dem Uebergang des Harnkanälchens in die Sammelgänge erscheint eine dicke Röhre eingeschaltet. Diese ist mit einer einfachen Lage sehr hoher, nach dem Lumen des Rohres offener Cylinderzellen ausgekleidet, welche stark lichtbrechende runde Kügelchen in eine zähe Grundsubstanz eingebettet enthalten. Dann verengt sich das Canälchen wieder, um mittelst eines kurzen Uebergangsstückes in das vielen Harnkanälchen gemeinsame Sammelrohr zu münden.

Auch bei der Schildkröte fehlen die Stäbchen der vierten Abtheilung.

Ueber diese vierte Abtheilung sagt Hoffmann (117): Die vierte Abtheilung (bei der Eidechse) zeigt dann wieder die merkwürdige Stäbchenformation, ähnlich wie sie beim Frosch beschrieben ist. Es ist diese Abtheilung, welche den Schlangen (Ringelnatter) fehlt, dagegen den Schildkröten ebenfalls zukommt (vergl. S. 926, Bronn, Eidechse). Heidenhain (104) schreibt aber auf S. 29: „Wie bei der Schlange, fehlen die Stäbchen auch bei der Schildkröte".

Cornil (43) berichtet Folgendes: Les rein de la couleuvre présentent des tubes urinifères très analogues à celui des cobayes. Dans les canaux contournés, les cellules épithéliales sont implantées obliquement: elles présentent, comme chez les cobayes[1]), deux substances bien distinctes après l'emploi de l'acide osmique, l'une périphérique, l'autre centrale, cette dernière contenant le noyau.

Les tubes droits, plus petits, montraient des cellules absolument granulo graisseuses chez l'individu que j'ai examiné.

Klein (135) macht folgende kurze Bemerkung: „In that organ of reptiles, amphibia and fishes as it well known ciliated epithelium is of a constant occurence in the capsula of the Malpighian corpusle, and especially in the long thin neck of the urinary tubule; the cilia are here of very great

1) p. 404. Beschreibung der peripheren und centralen Partie bei der Cobaya: 1° Une substance homogéne qui paraît dense, qui est coagulée et colorée en brun par l'acide osmique et qui forme l'enveloppe de la cellule. 2° Le centre de la cellule qui en constitue la plus grande partie est clair; on dirait presque une cavité.

length, and their movement has been observed in the fresh state by Duncan and Spengel."

Solger (266, 264) schildert die Anordnung und den Bau der Harnkanälchen des Alligators, wie folgt: Die Niere stellt im Querschnitt eine weisse und braune Schicht dar. Die Glomeruli finden sich in dem Grenzbezirk zwischen der weissen und braunen Zone vertheilt. Das der parietalen Kapselwand aufsitzende Epithel ist ganz platt, mit sehr flachen, ovalen Kernen, während die Kerne des Knäuelepithels bei Profilansicht deutlich prominiren. Die Kapseln gehen nach einer sehr kurzen halsartigen Einschnürung sofort in breite, gelbliche Kanälchen über. Unter mannigfachen Windungen verlaufen die Harnkanälchen zunächst gegen die Nierenoberfläche; hier angekommen scheinen sie umzubiegen und wieder bis zu ihrem Anfangspunkt zurückzukehren. In ihrer Gesammtheit stellen sie die braune Zone dar. Ab und zu greifen sie auch wohl noch in die weisse Zone ein. Dort gehen sie wahrscheinlich direct in einen engeren, mit kubischem Epithel ausgekleideten Abschnitt über, der wieder gegen die Oberfläche hinstrebt. Hier treten nun, jedenfalls als Fortsetzung dieser zuletzt geschilderten Strecke bedeutend weitere Kanäle auf, mit hohem, hellem Cylinderepithel, dessen Kerne in Carmin lebhaft sich färben. Sie übertreffen an Durchmesssr alle bisher betrachteten Parthien und entsprechen offenbar den mit weissen Conkrementmassen erfüllten Gängen, — den Sammelgängen.

Bei Pseudopus Pallasii liegen die Glomeruli nahe der dorsalen Fläche. Die Malpighi'schen Kapseln setzen sich zunächst in unpigmentirte Kanälchen fort, die aber mehr und mehr Pigment in ihr Epithel aufnehmen. Sie verlaufen in vielfachen kurzen Windungen ventralwärts weiter, dabei immer mehr Pigment aufnehmend. Dann wenden sie sich wieder dorsalwärts und gehen in der Nähe der dorsalen Fläche in helle, mit Carmin gut sich färbende Kanälchen über, die zwischen den gewundenen pigmentirten Abschnitten mehr gestreckt von neuem ventralwärts ziehen, um dort in die Sammelgänge einzumünden.

Die erwähnten Farbstoffe kommen bei Reptilien in zwei Formen vor und zwar als in Alkohol beständige und in ihm lösliche. Die letzteren finden sich bei Coluber Aesculapii und die ersteren bei der schwarzen Aesculapschlange, bei

Pseudopus Pallasii, Anguis fragilis, weiterhin in den Urnierenkanälchen der Embryonen von Lacerta, bei Testudo graeca und Alligator sclerops. Bei der Ringelnatter wird die Pigmentirung, je nach der Jahreszeit, bald vermisst, bald ist sie deutlich ausgeprägt.

In den pigmentirten Kanälchen der Blindschleiche hat Tornier (293) Bürstenbesätze nachgewiesen; sodann bemerkt Spengel (269), dass die Richtung der Geisselhaare des den Hals des Malpighi'schen Körperchens überziehenden Wimperepithels im Gegensatz zu der Angabe von Heidenhain (104) nicht nach dem Malpighi'schen Körperchen, sondern von ihm abgewendet ist.

Die Niere der Blindschleiche ist nach Disselhorst (48) durch sehr regelmässige Anordnung und Scheidung der secernirenden und harnleitenden Kanäle ausgezeichnet, ferner sind die plötzlichen Uebergänge der schmalen, secernirenden Harnkanälchen in die mächtigen, gerade gestreckten Sammelröhren, welche ganz wie der Ureter gebaut sind und in ihn einmünden, bemerkenswerth.

Hatteria.

Die Niere der Hatteria (Fig. 34, 35, 36, 37 und 38, Taf. XIII) zeigt bei einem mit Müller'scher Flüssigkeit erhärteten Präparat auf dem Durchschnitt überall eine grünlich-graue Farbe, sodass weder eine weisse, noch eine braune Zone zu unterscheiden ist.

Auf dem Radialschnitt eines Läppchens sieht man etwa in der Mitte einige Querschnitte von grösseren und kleineren Gefässen liegen, die durch Bindegewebe zu einer Längskette vereinigt werden. An beiden Seiten dieser den Reculus gewissermaassen halbirenden Gefässkette findet man sieben oder acht Glomeruli in jeder Hälfte. Oft kann man auch bei einem nicht injicirten Präparat einen die Glomeruli mit dem grossen Gefässstamm verbindenden Seitenzweig verfolgen.

Von den Glomerulis (Fig. 34, *Glo.*) nehmen dann die Harnkanälchen ihren Anfang. Sie gehen von da aus in vielfach gewundenem Verlauf zuerst nach der Peripherie, machen einige Biegungen und kommen dann nach dem Centrum zurück. Hier beschreiben sie wieder einige Biegungen und gehen, meist fast

in geradem Verlauf zur Peripherie, um endlich in den Sammelgang zu münden. Die Sammelgänge und die übrigen Harnkanälchen laufen nicht in derselben Richtung, sondern sind senkrecht zu einander gestellt. So laufen die Harnkanälchen in einer zur Oberfläche senkrechten Ebene, während die Sammelgänge zu ihr parallel gestellt sind. Auf dem Radialschnitt eines Reneulus trifft man also längslaufende Harnkanälchen und zu ihnen senkrecht stehende Sammelgänge. An dem ganzen Verlauf eines Harnkanälchens kann man also vier Abschnitte (Fig. 34) unterscheiden. Der erste Abschnitt (1) schliesst sich direct an die Bowman'sche Kapsel und geht nach kurzem Verlauf in den zweiten langen vielfach gewundenen Abschnitt (2) über. Diesem folgt dann die dritte Strecke des Kanälchens, welche von der Peripherie nach dem Centrum zu eilt (3) und schliesslich stellt der vierte Abschnitt denjenigen Theil (4) dar, welcher von dem Centrum aus wieder gegen die Peripherie in gerader Richtung läuft, um sich dann in den Sammelgang (*S. G.*) zu ergiessen.

Die histologischen Elemente der einzelnen Theile sind verschieden beschaffen.

Das äussere Blatt der Kapsel der Glomerulus (Fig. 35a, *Bl.*) besitzt ein Epithel aus flachen hellen Zellen mit ebenfalls abgeplatteten Kernen. Die Zellen werden aber am Uebergang der Kapsel in den ersten Abschnitt des Harnkanälchens höher und gehen in die Epithelauskleidung des letzteren über. Die Zellen des inneren Blattes der Kapsel sind höher und kubisch.

Die Zellen des ersten Abschnittes sind klein, kurzcylindrisch und mit einem rundlichen Kern versehen. Nach dem Lumen zu wird der Zellleib heller und ist nicht scharf begrenzt. Die von Heidenhain (104) und Klein (135) beschriebenen Cilien kommen weder an der Glomeruluskapsel noch in diesem Abschnitt vor.

An dem zweiten Abschnitt (Fig. 36 II) sind die Zellen dadurch ausgezeichnet, dass sie höher und breiter werden und viel dunkler aussehen. Sie haben ferner eine Kegelform und besitzen ihren runden Kern ziemlich an der Basis. Gegen das Kanallumen zu sind sie mit einem verdickten Rand ziemlich scharf und deutlich abgeschlossen, zeigen aber hier keine Bürstenbesätze. Auch die Protoplasmastreifen im Zellleib konnte ich nicht finden.

Der dritte Abschnitt (Fig. 36 III) hat ähnliche Elemente

wie der erste. Die Zellen scheinen etwas höher und dunkler zu sein, obwohl sich keine grosse Differenz zwischen den beiderlei Elementen wahrnehmen lässt. Die Cilien fehlen ebenfalls.

Am vierten Abschnitte (Fig. 37 IV) wird das Lumen des Kanälchens bedeutend weiter; die Zellen sind kurz cylindrisch event. kubisch, ein wenig dunkel gefärbt und haben einen nahe an der Basis liegenden runden Kern. Im weiteren Verlauf werden die Zellen etwas höher.

Der Sammelgang (Fig. 38, *S. G.*) ist mit sehr hohen schmalen Cylinderzellen überzogen.

Die Kapsel der gesammten Niere besteht aus einer an Pigmentzellen reichen Bindegewebsmembran. Die Pigmentzellen kommen in sehr verschiedenen Formen vor, jedoch sind die sternförmig verzweigten überwiegend.

Harnleiter.

Ueber die feinere Structur desselben liegt nur die Angabe von Disselhorst (48) vor. Bei der Ringelnatter besteht ein einschichtiges, aus Becherzellen bestehendes Harnleiterepithel; es ähnelt sehr den oben nicht geschlossenen Cylinderzellen. Bei der Blindschleiche findet sich ein sehr hohes, aus ausserordentlich schmalen hellen Cylinderzellen bestehendes Epithel. Das Harnleiterepithel der Eidechse steht ebenfalls nur in einer Schicht und besteht aus feinen, niedrigen Cylinderzellen mit hellem Protoplasma.

Harnleiter der Hatteria (Fig. 39, Taf. XIV).

Das Epithel (*Ep.*) ist am unteren Theil, den ich untersucht habe, zweizeilig, indem unter den oberflächlichen hohen Zellen noch rundliche Elemente folgen. Die ersteren sind meistens cylindrisch und haben einen etwas verdichteten oberen Rand. Es kommen aber auch ähnlich geformte, einen hellen Inhalt einschliessende Zellen vor, bei denen der obere Rand nicht scharf begrenzt ist. Sie sind offenbar modificirte Becherzellen.

Zwischen und unter dem Epithel finden sich zahlreiche Leukocyten vor.

Die Wandung des Harnleiters besteht ausser aus Bindegewebe noch vorwiegend aus circulären glatten Muskelfasern (*M. c.*).

Die longitudinalen Muskelfasern (*M. l.*) laufen zerstreut mitten zwischen den letzteren.

Harnblase.

Die mikroskopische Structur derselben bei Reptilien ist nicht viel untersucht. Nach Hoffmann (117) ist die Wand überaus dünn und wird innerlich von einem niedrigen Cylinderepithelium ausgekleidet. Ausserdem besitzt sie eine vollständige ausgebildete Muscularis, deren Fasern hauptsächlich in zwei Schichten angeordnet sind, nämlich in einer inneren Kreisfaser und in einer äusseren Längsfaserschicht.

Die Harnblase der Hatteria (Fig. 40, Taf. XII) hat eine dünne Wandung, welche innen von einem geschichteten Cylinderepithelium ausgekleidet ist und hauptsächlich aus einem Bindegewebsstroma besteht, dem sich noch Muskelfasern hinzugesellen.

Das Epithel (*Ep.*) besteht vorwiegend aus Cylinderzellen, deren oberes Ende etwas aufgeblasen ist, während das untere Ende sich verjüngt. Die ganze Form erinnert an eine Keule. An dem erweiterten oberen Ende sieht man viele kleine vacuolenartige Gebilde. Die Zellen sind jedoch keine Becherzellen; denn sie sind durch einen verdichteten Rand nach oben deutlich abgeschlossen.

Zwischen den schmalen basalen Enden dieser Zellen sind dann spindelförmige oder rundliche Zellen eingeschaltet.

Die Anordnung der Bindegewebsfasern ist circulär und longitudinal (*Bg.*).

Die Muskelfasern liegen ziemlich nahe an der äusseren Peripherie und bilden vorzugsweise longitudinale Züge (*M. l.*).

Hoden.

Nach Leydig (169) besteht die männliche Geschlechtsdrüse der Eidechse aus den vielfach gewundenen und sich theilenden Samenkanälchen, welche jedoch weniger schlangenförmige Windungen aufweisen als bei den Säugern. Im interstitiellen Bindegewebe finden sich reichliche Zellhaufen mit gelbbraun gekörntem Inhalt.

Braun (28) lässt bei einem ausgewachsenen Geckomännchen die Hodenkanälchen aus drei Theilen bestehen. Zu äusserst liegt eine feine Membran, dann folgt eine Lage stark

getrübter, kubischer Zellen und endlich die dritte Schicht der Spermatoblasten, von denen die äussersten noch am ähnlichsten den Ureiern, wenn auch kleiner als diese sind; nach dem Lumen zu werden sie noch kleiner; stark lichtbrechende Körperchen, die Köpfe der Spermatozoen treten in ihnen auf und endlich finden sich im Lumen selbst freie Spermatozoen.

Ganz ähnliche Verhältnisse sollen auch bei Lacerta agilis zu beobachten sein. Ueber die Herkunft der eigenthümlichen gelben Zellen zwischen den Hodenkanälchen desselben Thieres spricht er keine Ansicht aus.

Hoden der Hatteria (Fig. 41, Taf. XIV).

Das Organ wird durch zahlreiche Bindgewebssepta in Fächer eingetheilt. Von den Septen gehen dann secundäre Züge ins Innere der Fächer, wodurch einzelne Hodenkanälchen von einander getrennt werden. Die letzteren laufen mit wenig Schlängelungen vorwiegend in der dorso-ventralen Richtung des Organs. Auf einem Flachschnitt desselben sieht man demgemäss mehr Querschnitte der runden Kanälchen als auf einem Querdurchschnitt des Organs. Die Samenkanälchen sind aussen von Bindegewebe umschlossen und enthalten im Innern mehrere Schichten von Zellen. Dieselben sind auf dem Querschnitt eines solchen Kanälchens (Fig. 41) in Form radiär gestellter Säulen angeordnet, von denen jede an der Basis mit der benachbarten continuirlich zusammenhängt und nur an der Spitze frei wird. An der Basis der Säule liegt eine Reihe etwas abgeplatteter, fein granulirter Zellen mit entsprechend geformten Kernen (*p. Z.*). Auf sie folgen mehrere Schichten von grösseren rundlichen Zellen mit hellem Protoplasma und einem runden Kern (*r. Z.*). Darauf folgen dann zahlreiche kleine rundliche Zellen, welche in der Länge zusammenhängend mehrere neben einander liegende Ketten bilden, mit anderen Worten: jede Säule zerfällt an ihrer Spitze in mehrere Längsketten aus den genannten kleinen Zellen (*k. Z.*). An diesen hängen Spermatozoen (*Sp.*).

Im interstitiellen Bindegewebe (*Bg.*) trifft man vereinzelte oder auch zu einzelnen Gruppen vereinigte gelbbräunliche Pigmentzellen, welche sich dem äusseren Habitus nach von den sonst überall vorkommenden Zellarten nicht unterscheiden, ferner Gruppen von flachen blass aussehenden Zellkernen, welche offen-

bar auf Endothelzellen zu beziehen sind. Auch einzelne oder zu kleinen Gruppen vereinigte nicht pigmentirte, protoplasmaarme Leukocyten sieht man an vielen Stellen.

Spermatozoen.

Nach Leydig (169) zeigen die Zoospermien der Eidechse einen cylindrischen, gekrümmten und verjüngt zulaufenden Körper, der in einen sehr langen Schwanzfaden ausläuft.

Ballowitz (11) hat u. a. auch sehr genaue Untersuchungen über Reptilienspermatozoen angestellt. Die Köpfe sind bei allen von ihm untersuchten Reptilien länglich, schmal cylindrisch; von der Mitte an spitzen sie sich nadelförmig zu, um mit einer feinen Spitze zu endigen. Die Geissel setzt sich bei den Sauriern und auch Cheloniern aus einem kurzen, cylindrischen Verbindungsstück und einem langen Hauptstück zusammen. Auf die genaueren Details gehe ich hier nicht ein.

Spermatozoen der Hatteria.

Diejenigen Spermatozoen, welche dem Vas deferens entnommen sind, bestehen aus einem mässig verdickten cylindrischen Kopf und einem geschlängelten Schwanz. Im Hoden trifft man manchmal Formen, bei denen an der Stelle des Kopfes eine in Hämatoxylin färbbare Kugel sitzt oder ein Eosin aufnehmendes Protoplasmabläschen hängt.

Nebenniere.

Leydig (169) fand bei der Eidechse am äusseren Rande des Hodens, zwischen ihm und dem Nebenhoden einen länglichen goldgelben Körper, welcher aus gewundenen, stark fetthaltigen Kanälen besteht. Er hielt ihn für die verödete und der fettigen Metamorphose verfallene Parthie des Wolff'schen Körpers.

Eine sehr genaue Beschreibung des Organes finden wir wiederum bei Braun (29). Nach ihm besteht die Nebenniere hauptsächlich aus zwei Substanzen. Die eine besteht aus verschieden geformten Haufen von Zellen, die sich durch den Besitz eines braunen körnigen Farbstoffes und eines in Carmin sich schwach färbenden Kernes auszeichnen. Sie liegen vorwiegend an der dorsalen Fläche des Organes, ferner noch an der Wan-

dung der Vene, an der die Nebenniere liegt, und erstrecken sich ein wenig auch in die zweite Substanz hinein. Letztere nimmt das ganze Centrum ein und besteht aus stark verfetteten, ganz unregelmässigen Strängen, welche zwischen sich Hohlräume übrig lassen.

Die einzelnen Elemente der Stränge lassen sich bei dem bloss in Alkohol gehärteten Präparate nicht gut erkennen, wohl aber bei demjenigen, welches zuerst mit Chromsäure behandelt worden ist. Alsdann erkennt man keine Spur von Fett und die Marksubstanz besteht aus Zellsträngen, die in mannigfacher Weise gewunden sind, sich theilen und von epithelartig angeordneten cylinder- oder kegelförmigen Zellen gebildet werden. Die Hohlräume zwischen den Strängen könnten als zum Gefässsystem gehörig betrachtet werden.

Ausser den genannten Zellformen existiren noch Elemente, welche in der Nähe von braunen Zellen oder auch zwischen den Strängen der zweiten Substanz in kleinen Haufen von 3—6 Zellen liegen. Sie sind von einer rundlichen Gestalt und haben einen grossen Kern. Ein Theil von ihnen ist leicht gelblich pigmentirt; andere sind es nicht und haben dann ganz das Aussehen kleiner Ganglienzellen und könnten als Uebergangsformen zu den braunen Zellen aufgefasst werden.

Auch echte Ganglienknoten, welche zwischen den braunen Zellen der dorsalen Rinde liegen, sind leicht zu sehen, besonders deutlich am vorderen wie am hinteren Ende der Nebenniere.

Schoof (256) fand das Organ bei Lacerta viridis, Acanthodactylus lineo-maculatus, Gongylus ocellatus Uromastix acanthinurus, sowie Camaeleon vulgaris. Im Wesentlichen besteht das Organ aus einem Röhrengefüge und goldgelben Zellen, deren Verhältnisse zu einander nach den einzelnen Arten variiren. Bei Camaeleon, bei welchem das Organ eine eigenthümliche Lagebeziehung zu den Gefässen aufweist, finden sich noch Zellen des Sympathicus.

Nebenniere der Hatteria (Fig. 42, Taf. XIII).

Bezüglich der feineren Structur kann ich den Befund von Braun (29) vollständig bestätigen.

Die Hauptmasse des Organes besteht aus unregelmässig ver-

laufenden Strängen, die von einander mittelst Bindegewebszügen geschieden sind. Diese letzteren schicken dann ins Innere des Stranges feine Fasern und bilden so ein Maschenwerk. Zwischen und in den Strängen sieht man viele dicke und dünne Gefässlumina. Das innere Maschenwerk jedes Stranges wird von rundlichen Zellen mit entsprechend geformten Kernen *(Hm.)* ausgefüllt. Der Zellleib ist ausserordentlich hell und schwer färbbar, so dass man ihre Umgrenzung schwer wahrnehmen kann.

Zwischen den Strängen der Hauptmasse sowie besonders an deren Peripherie finden sich aus einer verschiedenen Anzahl von pigmentirten Zellen *(Pz.)* bestehende Häufchen vor. Die Zellen sind rundlich oder eckig geformt und haben braune Pigmentkörnchen, welche den ganzen Zellleib einnehmen und oft ziemlich dicht abgelagert sind, bis der Kern dadurch nahezu verdeckt wird. Bei anderen ist die Pigmentirung noch nicht so weit fortgeschritten, wieder bei anderen fehlt sie völlig. Bei einer solchen Zelle sieht man dann den runden Kern mit einem deutlich sichtbaren Kernkörperchen in dem bläschenförmig ausgedehnten Zellleib — offenbar eine Uebergangsform der Ganglienzellen zu den braunen Zellen.

Sowohl die hellen Zellen der Hauptmasse, wie die braunen pigmentirten Zellen liegen an manchen Stellen direct der Capillarwand an.

Echte Ganglienzellen *(Gz.)* finden sich an der Grense *(×.)* gegen den benachbarten Nebenhoden, in dem dichten Bindegewebsstroma, wo man auch dicke Gefäss- und Nervenstämme konstatiren kann.

Nebenhoden.

Der Nebenhoden besteht nach Leydig (169) bei Lacerta aus gewundenen Kanälchen, welche mit einem flimmernden Epithel versehen sind. Am Kopf des Organes sind neben den weiten Kanälen auch noch enge, welche beide als verschiedene Abschnitte ein und desselben Kanals zusammengehören. In der dicken Wand der Kanäle liegen glatte Muskeln, welche sich dann über den Samengang forterstrecken. Auch die Umhüllung des ganzen Nebenhodens besitzt die gleichen Elemente.

Entgegen Leydig will Braun (28) die dünneren und dickeren Kanäle nicht als verschieden dicke Abschnitte eines im

Uebrigen einheitlichen Kanales betrachten, indem er bei Lacerta agilis vom Uebergang der dickeren in die dünneren Schläuche sich nicht überzeugen konnte und das Sperma nur in dem dicken Schlauch nachgewiesen werden konnte. Er hält die Nebenkanälchen für Urnierenkanälchen, welche ventral von dem zum Samenleiter werdenden Wolff'schen Gange liegen.

Van der Stricht (298) giebt eine genaue Beschreibung über die Epithelzellen des Nebenhodens bei Lacerta vivipara: En examinant attentivement les coupes de l'épididyme, on trouve deux espèces de canaux.

1. Des canaux étroits peu nombreux tapissée de cellules cubiques ou cylindriques, à noyau unique. Elles sont munies d'une bordure de cils vibratiles, dont les uns sont courts, les autres tres longs. Quelques cellules renferment un certain nombre de granulations graisseuses. Dans la lumière du canal on rencontre des spermatozoïdes.

2. Des canaux très épais, à structure toute différente. La membrane propre est tapissée d'une double couche de cellules.

a) Immédiatement en contact avec sa surface interne, on trouve une rangée de cellules peu élevées, aplaties, pourvues d'une mince bordure de protoplasma clair et d'un noyau ovalaire, légerement allongé, à grand axe parallèle à la membrane propre.

b) Plus en dedans, on rencontre une rangée de cellules cylindriques, très longues, dépourvues de cils chaque cellule possède deux, trois ou quatre noyaux siégeant ordinairement ou niveaux du point d'union de son tiers inférieur avec ses deux tiers supérieurs.

Le protoplasma cellulaire est relativement compact et présente à certains endroits, surtout du côté de la périphérie, un fin strié, perpendiculaire à la membrane propre. Dans la zone comprise entre le noyau et la lumière du canal, on rencontre un très grand nombre de boules, arrondies, rarement irregulières, très safranophiles et de volume très variable. Elles sont entourées d'une bordure claire, correspondant à un liquide hyalin, renferment parfois un amas compact, semilunaire, adossé à la boule. Plusieurs de ces granulations et de ces boules safranophiles sont éliminées et entrent dans la lumière du canal. Du côté de la lumière, il n'existe point de bordure de cils. La limite cellulaire y est très irrégulière, ordinairement bosselée.

On y trouve des vésicules claires hyalines, qui à un moment donnée se rompent et sont diversée dans la lumière du canal.

Au centre du tube, on rencontre un amas compact de spermatozoïdes au milieu d'un liquide, tenant en suspension un nombre considérable de boules safranophiles, éliminées par les cellules épithéliales.

Hermann (113) bestreitet das Vorkommen von Basalzellen, welche Van der Stricht als „cellules peu élevées, aplaties, pourvues d'une mince bordure de protoplasma clair et d'un noyau ovalaire, légerement allongé, à grand axe parallèle à la membrane propre" charakterisirt hat und hält sie für schräg geschnittene Cylinderzellen.

Nebenhoden der Hatteria (Fig. 42, Taf. XIII).

Der Nebenhoden besteht aus einem mittleren grossen Kanälchen und aus mehreren kleineren, welche letztere vorwiegend an den beiden Seiten des ersteren gruppirt liegen. Sie werden alle unter einander durch lockeres, pigmentreiches Bindegewebe zusammengehalten.

Das grosse Kanälchen (*S. l.*) besitzt eine schwache Bindegewebswandung, an deren Innenfläche ein geschichtetes Epithel liegt. Die meisten Zellen sind cylindrisch und haben einen scharf begrenzten oberen Rand, ohne jedoch Flimmerhärchen zu tragen. An der Basis dieser Zellen trifft man dann kleine rundliche Zellen mit entsprechend geformten Kernen, Basalzellen. — Ich kann sie übrigens nicht für schräg geschnittene Cylinderzellen halten. Das Lumen des Kanälchens ist vollgestopft mit Spermatozoen.

Die kleineren Kanälchen (*U. g.*) haben einen vielfach gewundenen Verlauf. Ihre innere Auskleidung besteht aus einem einfachen Cylinderepithel, aber mit einem verhältnissmässig langen Härchen, welches beim ersten Anblick den Eindruck erwecken kann, als sei es ein Spermatozoon. Im Lumen und am oberen Ende der Zellen dieser Kanälchen findet man zahlreiche bläschenartige Gebilde, die ich aber mittelst Safranin nicht färben konnte.

Die Communication zwischen den beiderlei Arten von Kanälchen konnte ich bei einer langen Serie von Schnitten nicht constatiren und somit kann ich in dieser Hinsicht die Braun'sche Angabe (28) bestätigen.

Samenleiter.

Ueber die feinere Structur des Samenleiters der Reptilien finde ich keine ausführliche Angabe.

Bei der Hatteria besteht er (Fig. 43, *S. l.*, Taf. XIII) aus einer ziemlich dicken bindegewebigen Wand, welche aber im caudalen Abschnitt, in der Nähe und innerhalb der Papilla urogenitalis eine mächtige Verstärkung glatter Muskeln (*g. M.*) erfährt und nach dem Kanallumen zu mehrere Falten entsendet. Die innere Auskleidung besteht überwiegend aus cylindrischen und spärlichen rundlichen basalen Zellen. Flimmerzellen kommen nicht vor. Hie und da trifft man eine wechselnde Anzahl von Leukocyteneinlagerungen in und unter dem Epithel. Im Lumen selbst liegen unzählige Mengen von Spermatozoen.

Rest des Müller'schen Ganges.

Als solchen erwähnt Leydig (169) einen grauen Faden, welcher von dem vorderen spitzen Ende des Nebenhodens aus weit nach vorne bis an den vorderen Rand des Gekröses hingeht. Mikroskopisch besteht er aus Bindgewebe, Blutgefässen sowie aus etwas Pigment und am eigentlichen Rand auch noch aus einem Längsstrang glatter Muskulatur. Am oberen Ende des Fadens liegt der fragliche Rest, genau dort, wo die Grenze des schwarzen Bauchfells ist. Dieser mit unbewaffnetem Auge als Punkt erscheinende Körper stellt sich unter dem Mikroskop als Knäuel eines derbwandigen, von Epithel ausgekleideten Kanales dar, oder aber es kann nur noch das blinde Ende eines unten spitz zulaufenden Kanals zugegen sein.

Howes (124) nennt das Gebilde Oviduct. Seine Beschreibung bei einem männlichen Lacerta viridis lautet (S. 168):

„Both oviducts were exceedingly conspicuous, and they lay, as in the female, along the outer border of the broad ligament. The right one was some-what the longer and more fully developed of the two; both opened in front by expanded funnelshaped mouth, and differed from the corresponding structures in the female only in respect to their foldings — which, instead of extending for their whole length, were restricted to the anterior fourth. The fact that the right oviduct attained the greatest degree of complexity is the more interesting, seeing that in the

female the like is also the case. The oviducal walls were highly muscular, and lined by an epithelium of both ciliated and secretory gland-cells, with the product of whose activity the lower third of the right oviduct was plugged. The left oviduct, on the other hand, contained spermatozoa in abundance; and although I am unable to throw any direct light upon their mode of entry, the fact that they were aggregated in its basal fifth, within the shell-secreting segment, would seem to point to the conclusion that they migrated from the vas deferens."

Schoof (256) konstatirte dasselbe Gebilde bei Lacerta, Stellio und Chamaeleo, bei welchem letzteren es nur als Tubenfalte vorkommt. Bei zwei Exemplaren von Lacerta viridis fanden sich die genannten Gänge in Form eines Fadens, der von Nebenhoden nach vorne zieht und sich an die obere Wand eines taschenförmigen, hinten blind geschlossenen, mit Epithel ausgekleideten Trichters ansetzt; dieser öffnet sich mit einer 5 mm breiten Spalte in die Leibeshöhle. Bei dem dritten Exemplar fand er eine deutliche Tube, die am freien Rande der Peritonealfalte in Form eines 1 mm breiten Streifens hinzieht, sich hinten unabhängig vom Samenleiter an die Kloakenwand ansetzt und wahrscheinlich in dieselbe einmündet, während sie vorne in ein sich in die Leibeshöhle öffnendes Ostium abdominale übergeht. Die Wandung der Tube besteht aus glatten Muskelfasern und umschliesst einen 0,72 mm weiten, mit einem flachen Epithel ausgekleideten Kanal.

Der Müller'sche Gang (Fig. 43, M. G., XIII) bleibt auch bei der Hatteria bestehen, und zwar als ein offener Kanal, welcher beinahe so gross ist, wie der Samenleiter. Dorsal von ihm und der ganzen Nebenhodenmasse gelegen, erstreckt er sich von da aus kopfwärts bis zum Parietalgekröse, wo er sein Ende findet. Ob hier ein trichterförmiger Eingang noch besteht, konnte ich bei dem einen von mir zu diesem Zwecke untersuchten Exemplar nicht gut constatiren. Schwanzwärts geht er dann stets in Begleitung des Samenleiters, und zwar an dessen dorsaler Seite gelegen, bis zur Papilla urogenitalis, woselbst er lateral und ventral von seinem Begleitgenossen zu liegen kommt.

Zur Untersuchung seiner feineren Structur habe ich die Schnitte aus drei Abschnitten hergenommen, aus dem oberhalb des Nebenhodens liegenden, dann aus demjenigen in der Höhe

des letzteren und zuletzt aus dem Theil an der Papille urogenitalis.

Die Wandung des Kanals besteht zum grössten Theil aus Bindgewebe, welchem spärliche Muskelfasern beigemischt sind. In der Gegend der Papille urogenitalis (Fig. 43, *g. M.*) aber machen die letzteren den Hauptbestandtheil aus, während die ersteren zurücktreten. Das Epithel ist einschichtig und besteht aus kurz-cylindrischen Zellen. Im ersten Abschnitt des Kanals konnte ich keine Flimmerhärchen beobachten, wohl aber in den weiter folgenden. Die sonst gleich aussehenden Zellen tragen hier verhältnissmässig lange Härchen (Fig. 43, *Mg.*). Spermatozoen fand ich in keinen Abschnitten vor, dagegen eine in Thionin färbbare geronnene Masse im dritten Abschnitte.

Auf Grund meiner Beobachtung kann ich also Howes nicht beistimmen; seine Angabe passt bei der Hatteria eher für den Harnleiter.

Noch ein Wort über das untere Ende des Ganges möchte ich anführen. Am Beginne der Papille urogenitalis (dorsalwärts) behauptet er noch seine stattliche Ausbildung und sein Lumen ist ja grösser als das des Samenleiters. Nach der Spitze der Papille zu wird er aber allmählich kleiner und kleiner, um sich zuletzt in der Wandung der Papille zu verlieren, ohne jedoch mit dem Samenleiter zu communiziren. Er endet also hier blind.

Papilla urogenitalis.

Die Papilla urogenitalis ist nur wenig untersucht worden.

Nach Leydig (169) besteht sie bei Lacerta der Hauptsache nach aus glatten Muskeln und Nerven, in deren Endgeflechte auch Ganglienkugeln sich einlagern. Das nämliche Ganglion beschreibt Heidenhain (107) bei Triton und bestätigt sein Vorkommen nur bei dem Männchen.

Bei der Hatteria besteht die Grundlage dieser Papille im wesentlichen aus glatten Muskelfasern (Fig. 43, *g. M.*) welche um den Samenleiter und den Müller'schen Gang circulär angeordnet sind. Die Oberfläche der Papille ist mit einem Epithel überzogen, welches sich von demjenigen des Darmes wenig unterscheidet. Die oberflächlichen Zellen sind cylindrisch, aber niedriger und breiter als im Hinterdarm und haben ein helles oberes Ende, welches noch Schleimreaction zeigen kann. Diese Schleim-

haut ist durch die lockere Submucosa von der genannten Muskelschicht getrennt. Die Nerven und Ganglienzellen liegen ausserhalb der Muskelschicht, an der dorso-medialen Seite der Papille.

Im Gebiet der Papille liegen eigentlich nur der Samenleiter und der Müller'sche Gang. Der Harnleiter liegt weiter median- und dorsolwärts von ihnen, berührt nur den unteren (caudalen) Theil der Basis der Papille und tritt erst an deren äusseren Mündung mit dem sich hier öffnenden Samenleiter in Gemeinschaft.

Kloake.

Disselhorst (48) führt an, dass die Wand der Kloake im wesentlichen aufgebaut ist aus einer mächtigen, glatten Muskulatur, welche eine regelmässige Anordnung nicht überall erkennen lässt, in welcher aber die ringförmige Schicht überwiegt und dass jedoch bei Blindschleiche und Eidechse und zwar bei der ersteren eine — bei der letzteren drei gewaltige, wohlumgrenzte Säulen längsverlaufender Muskulatur sich finden. Bei Lacerta sind sie um die Kloakenöffnung herum angeordnet. Sodann macht er auf das massenhafte Vorkommen von Lymphkörperchen in der Kloakenschleimhaut bei der Schildkröte und von Pigment auch bei anderen Reptilien aufmerksam. Die Schleimhaut der Kloake selbst endlich besteht aus einem mehrschichtigen, niedrigen Cylinderepithel, welchem jedoch Becherzellen fehlen. Eine Muscularis mucosae ist bei Lacerta angedeutet.

Die Kloake der Hatteria (Fig. 44, Taf. XIV) lässt sich histologisch in zwei Abtheilungen eintheilen. Zu der ersteren gehören das Koprodaeum und Urodaeum Gadow's (78) und zur letzteren das Proctodaeum Gadow's. In der ersten Abtheilung ist die Structur der Wandung nicht sehr verschieden von derjenigen des Darmes. Das Epithel (*Ep.*) weist dieselbe Eigenthümlichkeit auf, wie bei der Papilla uro-genitalis beschrieben wurde. Auch eine Muscularis mucosae, allerdings spärlich, bleibt noch bestehen. In der Muscularis sind die einzelnen Züge unregelmässiger (*g. M.*) angeordnet. In der dorsalen Wand des Urodaeum finden sich Krypten (*Dr.*), deren ich auf einem Querschnitt derselben Gegend 7 oder 8 gezählt habe. Sie stellen im Querschnitt ein rundes Lumen dar, welches mit einem einfachen Beleg von cylindrischen Zellen versehen ist. Die letzteren sind

sehr lang und haben einen hellen Leib, welcher durch Eosin sehr gut gefärbt werden kann. Was sie für eine Bedeutung haben, kann ich nicht bestimmen; vielleicht könnten sie mit der von Braun (28) in der Kloake von Phyllodactylus gefundenen Drüse in eine Beziehung gebracht werden. Als eine auffallend häufige Erscheinung kann man ferner das Vorkommen von massenhaften Leukocyten bezeichnen. Dieselben sind, wie im Darm, klein und haben eine ganz geringe Menge Protoplasma um den Kern herum, so dass sie fast aus dem letzteren allein zu bestehen scheinen. Sie finden sich unter der Epithelschicht der Oberfläche, ganz besonders aber in der Nähe der genannten Krypten und machen oft den Eindruck, als ob die Epithelzellen der letzteren verdrängt wären. Ob diese Leukocytenmasse mit der Bursa Fabricii des Vogels in eine parallele gezogen werden kann, lasse ich dahin gestellt.

Es giebt ausserdem noch eine reichliche Anzahl von grossen, grob granulirten Zellen. Sie finden sich jedoch meist zerstreut zwischen den Bindegewebszügen. Bei Triton hat Heidenhain von Phagocyten gesprochen.

In der zweiten Abtheilung, dem Proctodaeum Gadow's, ändert sich der Charakter des Epithels, welches immer mehrschichtiger und platter, kurz demjenigen der äusseren Haut immer ähnlicher wird und zuletzt in sie übergeht. Die Muscularis mucosae ist nicht mehr nachzuweisen. Die eigentliche Muskelhaut wird durch viele Bindegewebszüge unterbrochen. An der äusseren Peripherie der Wandung tritt dann ein System circulärer quergestreifter Muskelfasern auf, welche auch im Bereich der ersten Abtheilung der Kloake mehr oder weniger vorkommen können (Fig. 44, *g. M.*).

Die kleine Vertiefung unterhalb der Querfalte, welche Urodaeum und Proctodaeum von einander trennt, ist noch mit cylindrischen Epithelzellen überzogen.

Die seitlichen Drüsen der Kloake (Fig. 45, Taf. XIV) „the Anal Glands" Günther's stellen eine Art Talgdrüse vor. Die Drüse wird durch Bindgewebssepta (*Bg. S.*) in zahlreiche kleinere Fächer eingetheilt, welche wieder kleinere Maschen in sich einschliessen. Die letzteren werden dann von rundlichen hellen Zellen ausgefüllt. In den Zellen (*f. Z.*) und ausserhalb ihrer sieht man kleine Fetttropfen. Der Ausführungsgang der Drüse

ist mit dem geschichteten Plattenepithel des Proctodaeum überzogen.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Prof. Wiedersheim für die gütige Ueberlassung des Materials und die freundliche Unterstützung meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. Keibel, der mir als Stellvertreter des ersteren im Sommersemester manche gute Rathschläge ertheilt hat, bin ich sehr verbunden.

Freiburg i. Br., den 30. November 1896.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII—XIV.

Fig. 1. Brust- und Bauchorgane, von der linken Seite angesehen. Natürl. Grösse. *O.* = Oesophagus, *Tr.* = Trachea, *Thy.* = Gl. Thyreoidea, *Ao.* = Aorta, *H.* = Herz, *Le.* = Leber, *Lu.* = Lunge. *Mg.* = Magen, *H. D.* = Hinterdarm, *Mlz.* = Milz, *Ho.* = Hoden. *Bl.* = Harnblase.

Fig. 2. Verhältnisse der Gallen- und Pankreasausführungsgänge. *Le.* = Leber, *G. B.* = Gallenblase, *D. h.* = zwei Ductus hepatici, *D. ch.* = zwei Ductus choledochi, *P. v.* = ventraler Abschnitt d. Pankreas, *P. d.* = dorsaler Abschnitt d. Pankreas, umgeschlagen nach der rechten Seite, *M. D.* = Anfang des Mitteldarmes, *D. p.* = beide Ductus pancreatici.

Fig. 3. Zunge und Kehlkopf. *Z.* = Zunge, *Ary.* = Aryknorpel, *R.K.* = Ringknorpel, *L.* = Larynx, *Tr.* = Trachea, *Visc.* = Visceralskelet, *Dilat.* = Dilator glottidis, *Constr.* = Constrictor laryngis.

Fig. 4. Muskeln des Kehlkopfes, von der Seite gesehen. *Lev.* = Levator laryngis, *Constr.* = Constrictor laryngis, *Dilat.* = Dilatator glottidis, *O. entogl.* = Os entoglossum, *Tr.* = Trachea.

Fig. 5. Lage und Form der Glandula thyreoidea, von der ventralen Seite gesehen. *Tr.* = Trachea, *Thy.* = Glandula thyreoidea, *Ao.* = Aorta.

Fig. 6. Urogenitalorgane, ventrale Ansicht. Männl. Geschlecht. *W.* = Wirbelsäule, *M. G.* = Müller'scher Gang (wegen Platzmangel am vord. Ende umgebogen), *Ho.* = Hoden, *Bl.* = Harnblase, *P. u. g.* = Papilla urogenitalis, *N. N.* = Nebenniere, *N. Ho.* = Nebenhoden, *Sl.* = Samenleiter, *M. D.* = Mastdarm, *N.* = Niere, *G. a.* = Glandula analis, *F.* = Querfalte, *T.* = Vertiefung, *K. l.* = Kloakenlippe.

Fig. 7. Rechte Niere mit Harnleiter, ventr. Ansicht.

Fig. 8[1]). Unterlippe, Sagittalschnitt. Vergr. Leitz. Oc. 1, Obj. 3. *H.* = äussere Haut, *S. H.* = Schleimhaut, *g. Dr.* = Grosse Einbuchtung, *kl. Dr.* = Kleine Einbuchtung, *U. H. G.* = Unterhautgewebe, *U. H. G.* u. *M.* = Unterhautgewebe u. Muskeln, *Ep. Z.* = Epithelzapfen.

Fig. 9. Flachschnitt der Unterlippe. Vergr. wie oben. Bezeichnungen wie bei Fig. 8.

Fig. 10. Schleimhaut des Gaumens. Vergr. wie oben. *Ep.* = Epithel, *Dr.* = Drüsen, *Leuk.* = Anhäufungen der Leukocyten, *U. H. G.* = Submucöses Gewebe.

Fig. 11. Zungenpapillen. Vergr. wie oben. *P. fi.* = Papilla filiformis, *P. gu.* = Papilla gustatoria, *Dr.* = Drüsen, *M.* = Muskelfasern (welche in die Papilla filif. aufsteigen).

Fig. 12. Halstheil einer Zungenpapille. Zeiss. Obj. DD. Oc. II. *Hz.* = Schräg stehende Halszellen, *Ep.* = Epithelzellen, von denen die oberste Reihe mit einem verdichteten oberen Rand versehen ist.

Fig. 13. Muskeln der Zunge. (Frontalschnitt in dem vorderen Drittel.) Leitz Oc. 1, Obj. 3. *Ge. gl.* = Genio glossus, *Tr.* = Transversale Züge, *hy. gl.* = Hyoglossus, *B. hy.* = Basi- hyalis proprius, $\times$. = Kreuzung der Fasern d. *B. hy.*, *Sp.* = mittleres Septum, *P.* = Papillen, *Bg.* = Blutgefässe, *Dr.* = Drüse, *N. v.* = Nerven.

Fig. 14. Längsschliff eines Zahnes vom Unterkiefer. Leitz Oc. 1, Obj. 7. *Dr.* = Dentinröhrchen. *P. h.* = Pulpahöhle, *K. K.* = Knochenkörperchen, $\times$. = Grenze zwischen Zahn und Knochengewebe (Cuticula ist abgefallen).

Fig. 15. Flachschnitt der Gaumenschleimhaut. Leitz Oc. 1, Obj. 3. *S. B.* = Schmeckbecher, *Ep.* = Epithel in der Umgebung.

Fig. 16. Längsschnitt eines Geschmackorgans aus der Gaumenschleimhaut. Zeiss Oc. 2, Obj. DD. *A.* = Dunkle Zellen mit Cilien, *B.* = helle Zellen, *C. C.* = Kerne an der Basis.

Fig. 17. Epithelzellen des vorderen Theiles der Speiseröhre. Leitz Oc. 1, Obj. 7. *B.* = Becherzellen, *F.* = Flimmerzellen, *Bl. g.* = Blutgefässe, *Sp.* = Spindelzellen, *R.* = runde Zellen.

Fig. 18. Querschnitt des unteren Theiles der Speiseröhre. Zeiss Oc. 2, Obj. A. *Ep.* = Epithel, *Leuk.* = Leukocytenansammlung, *M. M. c.* = circuläre Muscularis mucosae, *M. M. l.* = longitudinale Muscularis mucosae, *M. c.* = circuläre Muscularis propria, *M. l.* = longitudinale M. propria, *Subm.* = Submucosa. *Bl. g.* = Blutgefässe.

Fig. 19. Glatte Muskeln (*M*) der Serosa der Speiseröhre. Vergr. wie oben.

---

1) Von Fig. 8 an sind die Umrisse aller Präparate mit Ausnahme von Fig. 13, 29 u. 33 mittelst des Abbe'schen Zeichenapparates entworfen.

Fig. 20. Senkrechter Schnitt der Magenschleimhaut. Leitz Oc. 1, Obj. 3. *d.* = Drüsenschläuche mit dunklen Zellen, *h* 1. = Drüsenschläuche mit hellen Zellen, *h* 2. = ein solcher verzweigter Schlauch.

Fig. 21. Flachschnitt der Magenschleimhaut. Leitz Oc. 1, Obj. 7. *d.* = Querschnitt eines Drüsenschlauches mit dunklen Zellen, *h.* = ein solcher mit hellen Zellen, *d. h.* = Drüsenschläuche mit dunklen und hellen Zellen.

Fig. 22. Drüsenlose Zone am Pylorus. Leitz Oc. 1, Obj. 3, *M. c.* = circuläre Muscularis, *M. l.* = longitudinale Muscularis, *Leuk.* = Leukocytenhaufen. Der Pfeil zeigt nach dem Pylorus.

Fig. 23. Durchschnitt der Pylorusklappe. Zeiss Oc. 2, Obj. A. ×. = Spitze der Klappe, *M. Ep.* = Epithel des Magens, *D. Ep.* = Epithel des Darmes, *M.* = Muscularis Mucosae und Muscul. propria.

Fig. 24. Epithelzellen des Mitteldarmes, Hämatoxylinfärbung. Verschiedene Phasen der Schleimbildung, Zeiss Oc. 2, Obj. DD. *B* 1. = Becherzellen, prall gefüllt, *B* 2. = Becherzellen beinahe entleert, *C.* = Cylinderzellen.

Fig. 25. Epithelzellen des Hinterdarmes. Vergr. wie oben. *h. E.* = helles Oberende, *Gr.* = Granula in dem Zellleib, *S. m.* = Submucosa, *M. s. m.* = Muscularis mucosae.

Fig. 26. Pankreas. Vergr. wie oben. *D. l.* = Längsschnitte der Tubuli, *D. q.* = Querschnitt der Tubuli, *A. g.* = Ausführungsgänge.

Fig. 27 a. Leber. Vergr. wie oben. Ein combinirtes Bild der Drüsenbestandtheile. *D. l.* = Längsschnitt eines Tubulus, *D. q.* = Querschnitt der Tubuli, *A. g.* = Querschnitt eines Gallenganges, *Pig.* = Pigmentzellhaufen, *Bl. g.* = Blutgefässe.

Fig. 27 b. Isolirte Pigmentzellen. Vergr. wie oben.

Fig. 28. Durchschnitt der Wand der Gallenblase. Vergr. wie oben. *Ep.* = Epithel, *B. g.* = Bindegewebe.

Fig. 29. Ein kleiner Theil eines Milzschnittes. Vergr. Leitz. Oc. 1, Obj. 3. *Malp.* = Malpighi'sche Körperchen.

Fig. 30. Querschnitt der dorsalen Wand der Trachea. Vergr. Zeiss Oc. 2, Obj. A. *T.* = Vertiefungen der Schleimhaut mit Becher-Zellen (die Zeichnung der Zellen ist nicht ganz ausgeführt). *Sm.* = Submucosa, *F. g.* = Fettgewebe, *Ep.* = Epithel, *Bl. g.* = Blutgefässe, *K.* = hyaliner Knorpel.

Fig. 31. Querschnitt der Lunge. Vergr. Oc. 2, Obj. A. *Sp. Sp.* = Septa, *fr. R.* = freie Ränder der Septa, *Ep.* 1 = Epithel mit Flimmerhärchen, *Ep.* 2 = Epithel ohne Flimmerhärchen, *M.* = Muskelmasse.

Fig. 32. Ein Schnitt aus der Trachea, Zeiss Oc. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$ Flimmerzellen mit schleimigem Inhalt. *B.* = Becherzellen, *F.* 1 = gewöhnliche Flimmerzelle, *F.* 2 = Flimmerzelle mit einem schleimigen Inhalt, *cp.* = Capillare.

Fig. 33. Querschnitt der Schilddrüse. Vergr. Leitz Oc. 1, Obj. 7. *F. q.* = Quergeschnittene Follikel, *F. l.* = längsgeschnittene Follikel.

Fig. 34. Radialschnitt eines Renculus. Vergr. Zeiss, Oc. 2, Obj. A. *Glo.* = Glomerulus, 1 = I. Abschnitt des Harnkanälchens, 2 = II. Abschnitt des Harnkanälchens, 3 = III. Abschnitt des Harnkanälchens, 4 = IV. Abschnitt des Harnkanälchens, *S. G.* = Sammelgang.

Fig. 35. Kapsel des Glomerulus und der daran sich anschliessende I. Abschnitt des Harnkanälchens. Vergr. Zeiss Oc. 2, Obj. DD. *a. B.* = äusseres Blatt der Kapsel, *i. B.* = inneres Blatt der Kapsel, *I.* = I. Abschnitt des Harnkanälchens.

Fig. 36. Querschnitt des II. und III. Abschnittes des Harnkanälchens. Vergr. wie oben.

Fig. 37. Derselbe des IV. Abschnittes. Vergr. wie oben.

Fig. 38. Querschnitt des Sammelganges (*S. G.*). Vergr. wie oben.

Fig. 39. Querschnitt des caudalen Theiles des Harnleiters. Vergr. Zeiss Oc. 2, Obj. A. *Ep.* = Epithel (nicht ganz ausgezeichnet), *Mc.* = circuläre Muskelfasern, *M. l.* = zerstreute longitudinale Muskelfasern.

Fig. 40. Querschnitt der dorsalen Wand der Harnblase. Vergr. wie oben. *Ep.* = Epithel, *Bg.* = submucöses Bindegewebe, *M. l.* = zerstreute longitudinale Muskelfasern.

Fig. 41. Querschnitt eines Hodenkanälchens. Vergr. Zeiss Oc. 2, Obj. DD. *Bg.* = Interstitielles Bindegewebe, *p. Z.* = basale platte Zellen, *r. Z.* = runde grössere Zellen, *k. Z.* = runde kleinere Zellen, *Sp.* = Spermatozoen.

Fig. 42. Querschnitt des Nebenhodens und der Nebenniere. Vergr. Zeiss Oc. 2, Obj. A. *Vt.* = Ventrale Seite. *Ds.* = Dorsale Seite *Hm.* = Hauptmasse, *P. z.* = Pigmentirte Zellenmasse der Nebenniere, *G. z.* = Ganglienzellen, *Ug.* = Urnierengänge, *pZ.* = Pigmentzellen des Nebenhodens, *S. l.* = Samenleiter, ×. ×. = Grenze zwischen Nebenhoden und Nebenniere.

Fig. 43. Papilla urogenitalis. Querschnitt ihres basalen Theiles. Vergr. wie oben. *M. g.* = Müllerscher Gang, *S. l.* Samenleiter, *g. M.* glatte Muskelfasern.

Fig. 44. Längsschnitt der dorsalen Wand der Kloake. Leitz Oc. 1, Obj. 3. *Ep.* = Epithel, *Dr.* = Drüsen, *g. M.* = glatte Muskelfasern in der submucösen Schicht, *Bg.* = Bindegewebeschicht, *q. M.* = quergestreifte circuläre Muskelfasern.

Fig. 45. Querschnitt der Analdrüse. Vergr. Zeiss Oc. 2, Obj. A. *f. Z.* = verfettete Zellen, *B. g. S.* = Bindegewebsscheidewände.

Alphabetisches Literatur-Verzeichniss.

1. Afanassiew, Weitere Untersuchung über den Bau und die Entwickelung der Thymus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14. 1877.
2. Derselbe, Besprechung in: „Journ. de l'anat. et d. l. phys. Anneé 15. 1879.
3. Ajtai, Ein Beitrag zur Kenntniss des Geschmacksorganes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8. 1872.
4. Anderson, Oskar, A., Zur Kenntniss der Morphologie der Schilddrüse. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth. 1894.
5. Arnstein, Ueber Becherzellen und ihre Beziehung zur Fettresorption und Secretion. Virchow's Arch. Bd. 39. 1867.
6. Asch, Ernst, Ueber die Ablagerung von Fett und Pigment in den Sternzellen der Leber. Dissert. Bonn. 1884.
7. Asp, G., Zur Anatomie und Physiologie der Leber. Ber. üb. d. Verhandl. d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. z. Leipzig, math.-physik. Classe. Bd. 25. 1873.
8. Derselbe, Bidrag till spottkörtlames mikroskopiska anatomi Helsingfors 1875.
9. Baber, E. Cresswell, Contribution to the Minute Anatomy of the Thyreoid Gland of the Dog. Proceed. of the Roy. Soc. Vol. 24. 1876.
10. Derselbe, On the Structure of the Thyreoid Gland. Philos. Transact. Vol. 172. 1881.
11. Ballowitz, E., Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890.
12. Bannwarth, Untersuchungen über die Milz. Ebendaselbst Bd. 38. 1891.
13. Baur, G., Das Gebiss der Hatteria etc. Anatom. Anzeiger. Bd. 11. 1895.
14. Beddard, Frank, E., On certain Points in the Visceral Anatomy of the Lacertilia, particularly of Monitor. Proceed. of the Zool. Soc. of London. 1888.
15. Bermann, J., Ueber tubulöse Drüsen in den Speicheldrüsen, vorläufige Mittheilung. Centralbl. f. d. medic. Wissensch. N. 50. 1877.
16. Derselbe, Weitere Mittheilungen über tubulöse Drüsen in den Speicheldrüsen. Vortrag gehalten i. d. Sitzg. d. physik.-med. Gesellsch. z. Würzburg 15. Juni. 1878.
17. Biedermann, W., Untersuchungen über das Magenepithel. Sitzb. d. Wiener Akad. d. Wissensch. Bd. 71. 1875.
18. Bizzozero, Giulio, Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanales und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. I. Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33. 1889.
19. Derselbe, II. Mittheilung. Bd. 40. 1892.
20. Derselbe, III. Mittheilung. Bd. 42. 1893.

21. Blanchard, Raphaël, Sur les glandes cloacale et pelvienne et sur la papille cloacale des Batraciens Urodèles. Zool. Anz. 1881.
22. Derselbe, Nouvelles recherches sur le péritoine du Python de Séba. Extrait du Bulletin de la société zoolog. de France. Tom. VII. 1882.
23. Bleyer, Ernst, Magenepithel und Magendrüsen. Dissert. Königsberg. 1874.
24. Bockendahl, Ueber die Regeneration des Trachealepithels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.
25. Boll, Franz, Die Bindesubstanz der Drüsen. Ebendaselbst Bd. 5. 1869.
26. Bonnet, Ueber Eingeweidemelanose. Verhandl. d. physik.-medic. Gesellsch. z. Würzburg N. 1. 1890.
27. Brand, Emil, Die Chylusresorption in der Dünndarmschleimhaut. Biolog. Centralbl. Bd. 4. Nr. 20. 1885.
28. Braun, Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut z. Würzburg. Bd. 4. 1877.
29. Derselbe, Ueber den Bau und die Entwickelung der Nebenniere bei Reptilien. Ebendaselbst. Bd. 5. 1880.
30. Braus, Hermann, Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbelthiere. Jena 1896.
31. Brown, Henry, Do the Alveoli of the Lungs process Squamous Epithelium? The Lancet. Vol. 2. 1874.
32. v. Brunn, Ueber die drüsenähnlichen Bildungen in der Schleimhaut des Nierenbeckens, des Ureters und der Harnblase beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41. 1893.
33. Derselbe, Verdauungsorgane (Leber u. Pankreas). Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 4. 1894.
34. Burckhard, Rud., Das Gebiss der Sauropsiden. Morph. Arbeiten. Bd. 5. Heft 2.
35. Butler, Gerard, W., On the Subdivision of the Bodycavity in Lizards, Crocodiles and Birds. Proceed. of the Zool. Soc. of London. 1889.
36. Derselbe, On the Relation of the Fatbodies of the Sauropsida. Ebendaselbst. 1889.
37. Derselbe, On the subdivision of the Body-Cavity in Snakes. Ebendaselbst. 1892.
38. Carlier, Note on the Minute Structure of the Reticulum in the Cat's Spleen. The Journ. of Anat. u. Phys. Vol. 24. 1895.
39. Cattaneo, Giacimo, Sulle papille esofage e gastriche del Luvarus imperialis. Musei di zoologia e anatomia comparata della R. Università di Genova. N. 5. 1892.
40. Cloetta M., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie des Vogeldarmes. Dissert. Zürich. 1893.
41. Derselbe, Gleicher Titel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41. 1893.
42. Cohn, T., Histologisches und Physiologisches über die grossen Gallenwege und die Leber. Dissert. Breslau. 1892.

43. Cornil, Nouvelles observations histologiques sur l'etat des cellules du rein. Journ. de l'anat. et physiol. Année XV. 1879.
44. Dahms, Étude sur le thymus. Paris 1877. (Besprech. in: „Journ. d. l'anat. et de l'physiol. Année XV. 1879.)
45. Davidoff, M., Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29. 1887.
46. Davis, C., Becherförmige Organe des Kehlkopfes. Ebendaselbst. Bd. 14. 1877.
47. Disse, Ueber die Veränderungen der Nervenepithelien bei der Sekretion. Anat. Hefte. Bd. 2. 1893.
48. Disselhorst, Der Harnleiter der Wirbelthiere. Ebendaselbst. Bd. 4. 1894.
49. Dogil, Zur Frage über die Epithelien der Harnblase. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35. 1890.
50. Dostoiewsky, Ein Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der Nebennieren bei Säugethieren. Ebendaselbst. Bd. 26. 1886.
51. Drasch, Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Trachea. Sitzungsberichte der Wiener Akademie Bd. 80. Abth. III. 1879.
52. Derselbe, Zur Frage der Regeneration des Trachealepithels mit Rücksicht auf die Karyokinese und die Bedeutung der Becherzellen. Ebendaselbst. Bd. 83. Abth. III. 1881.
53. Dugès, Recherches anatomiques et physiologiques sur la déglution dans les Reptiles. Annal. d. Scienc. natur. T. 12. 1827.
54. Eberth, C. J., Untersuchungen über die normale und pathologische Leber. Virchow's Arch. Bd. 39. 1867.
55. Derselbe, Untersuchungen über die Leber der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3. 1867.
56. Derselbe, Ueber Einschlüsse in Epithelzellen. Fortschritte der Medicin. Bd. 8. N. 17. 1890.
57. Derselbe, u. Müller Kurt, Untersuchungen über das Pankreas. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 53. Suppl. 1892.
58. Derselbe, Circulationsorgane, sog. Blutgefässdrüsen. Ergeb. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 4. 1894.
59. V. v. Ebner, Die acinösen Drüsen der Zunge und ihre Beziehungen zu den Geschmacksorganen. Graz. 1873.
60. Edelmann, Richard, Vergleichend-anatomische und physiologische Untersuchungen über eine besondere Region der Magenschleimhaut (Cardialdrüsenregion) bei den Säugethieren. Dissert. Rostock. 1889.
61. Edinger, Ludwig, Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Dünndarmes. Dissert. Strassburg 1876 sowie Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13. 1876.
62. Derselbe, Notiz, betreffend den Magen von Tropidonotus natrix. Ebendaselbst. Bd. 17. 1879.
63. Ehlers, E., Zur Kenntniss der Eingeweide von Lepidosiren.

Nachr. d. k. Gesellsch. d. Wissensch. z. Göttingen, math.-physik. Klasse. Nr. 1. 1895.
64. Eimer, Ueber Becherzellen. Virchow's Arch. Bd. 42. 1868.
65. Derselbe, Neue und alte Mittheilungen über Fettresorption im Dünndarm und im Dickdarm. Biolog. Centralbl. Bd. 4. Nr. 19. 1885.
66. Eisler, P., Zur Kenntniss der Histologie des Alligatormagens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34. 1889.
67. Eysold, Wolff, Ein Beitrag zur Frage der Fettresorption. Dissert. Kiel. 1885.
68. Faure, Quelques points de l'anatomie du canal cystique. Bulletin d. l. soc. anat. d. Paris. Année 67. 1892.
69. Fischelis, Phil., Beitrag zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Glandula thyreoidea und Glandula thymus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25. 1885.
70. Fischer, J. G., Anatomische Notizen über Heloderma horridum Wiegm. Verhandl. d. Vereins f. naturwissensch. Unterhalt. z. Hamburg. Bd. 5.
71. Fleischl, Ueber den Bau einiger sogenannten Drüsen ohne Ausführungsgang. Sitzber. d. Wiener Akad. Bd. 60. Abth. II. 1870.
72. Flemming, Walter, Ueber Bau und Eintheilung der Drüsen. Arch. f. Anat. u. Phisiol., anat. Abth. 1888.
73. Derselbe, Ueber die Regeneration verschiedener Epithelien durch mitotische Theilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.
74. Frankenhäuser, Constantin, Untersuch. über den Bau der Trachelo-Bronchialschleimhaut. Dissert. Dorpat. 1879.
75. Fraser and Hewat, Preliminary Note on Inter- and Intracellular Passages in the Liver of the Frog. The Journ. of Anat. a. Phys. Bd. 29. 1895.
76. Friedinger, Ernst, Welche Zellen in den Pepsindrüsen enthalten das Pepsin? Sitzber. d. Wiener Akad. Bd. 64. Abth. II. 1871.
77. Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morpholog. Jahrb. Bd. 4. 1878.
78. Gadow, On the Cloake and the Copulatory Organ of the Amniota. Philos. Transact. Vol. 178. 1887.
79. Galeotti, Gr., Beitrag zur Kenntniss der Sekretionserscheinungen in den Epithelzellen der Schilddrüse. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 48. 1896.
80. Gaupp, E., Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. 14. 1888.
81. Geberg, Ueber die Gallengänge der Säugethiere. Internationale Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 10. 1893.
82. Gegenbaur, Zur Phylogenese der Zunge. Morphol. Jahrb. Bd. 21. 1894.
83. Gerlach, Ueber den Auerbach'schen Plexus myentericus. Ber.

üb. d. Verhandl. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. z. Leipzig, math.-physik. Klasse. Bd. 25. 1873.
84. Gibbes, On some Points in the Minute Structure of the Pancreas. Quart. Journ. of micr. Sc. 1884.
85. Gillete, Description et structure de la Tunique musculaire de l'oesophage chez l'homme et chez les animaux. Journ. d. l. Anat. et d. l. physiol. norm. et pathol. de l'homme et des animaux. 1872.
86. Glynsky, Alexis, Zur Kenntniss des Baues der Magenschleimhaut der Wirbelthiere. Centralblatt für die medic. Wissenschaft. N. 13. 1883.
87. Golgi, Sur la fine organisation des glandes peptiques des Mammifères. Arch. ital. d. biol. T. 19. Fasc. 3. 1894.
88. Gottschau, Ueber Geschmacksknospen. Sitzber. d. physik.-med. Gesellsch. z. Würzburg. 1880.
89. Derselbe, Ueber Geschmacksorgane der Wirbelthiere. Biolog. Centralbl. Bd. 2. Nr. 8. 1882.
90. Gromberg, G., u. A. v. Klinckowström, Zur Anatomie der Pipa americana. Zool. Jahrb. Bd. 7. Abth. f. Morphol. 1894.
91. Grot, F., Ueber den Bau der Speicheldrüsen. [Protokolle der Sektions-Sitz. d. V. Vers. russ. Naturforscher u. Aerzte in Warschau (russisch).] Jahrb. v. Hoffmann u. Schwalbe. Bd. 5.
92. Grützner, Ueber Bildung und Ausscheidung von Fermenten. Arch. f. d. gesam. Phys. Bd. 20. 1879.
93. Gulliver, On the Oesophagus of Sauropsida. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 12. 1872.
94. Günther, A., Contribution to the Anatomie of Hatteria. Philos. Transact. 1867.
95. Hamburger, Ad., Zur Histologie des Nierenbeckens und Ureters. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 17. 1880.
96. Hamburger, Ernst, Beiträge zur Kenntniss der Zellen in den Magendrüsen. Ebendaselbst. Bd. 34. 1889.
97. Hansen, Otto, Ueber die Thymusdrüse und ihre Beziehungen zur Entwickelung der Kinder. Dissert. Kiel. 1894.
98. Harris and Gow, Note upon one or two Points in the Comparative Histologie of the Pancreas. The Journal of Physiol. Vol. 15. 1894.
99. Hasse, Ueber den Bau der menschlichen Lungen. Arch. f. Anat. u. Physiol. anat. Abth. 1892.
100. Hausemann, David, Ueber die Poren der normalen Lungenalveolen. Sitzber. der k. preuss. Akad. d. Wissensch. z. Berlin. 7. Nov. 1895.
101. Hayward, J. W., Supplementary Appendix Vermiformis. The Lancet. p. 841. 1896.
102. Heidenhain, R., Untersuchungen über den Bau der Labdrüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 6. 1870.
103. Derselbe, Bemerkungen über einige die Anatomie der Labdrüsen betreffende Punkte. Ebendaselbst. Bd. 7. 1871.

104. Derselbe, Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiol. der Nieren. Ebendaselbst. Bd. 10. 1874.
105. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss des Pankreas. Arch. f. d. gesam. Physiol. Bd. 10. 1875.
106. Derselbe, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Ebendaselbst. Bd. 43. Supplementheft. Bonn 1888.
107. Heidenhain, Martin, Beiträge zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35. 1890.
108. Hering, Ewald, Ueber den Bau der Wirbelthierleber. Sitzber. d. Wiener Akad. Bd. 54. Abth. I. 1866.
109. Derselbe, Gleiche Ueberschrift. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 3. 1866.
110. Hermann, Fr., Die postfoetale Histiogenese des Hodens der Maus bis zur Pubertät. Ebendaselbst. Bd. 34. 1889.
111. Derselbe, Beiträge zur Histologie des Hodens. Ebendaselbst. Bd. 34. 1889.
112. Derselbe, Stadien über den feineren Bau des Geschmacksorganes. Sitzber. d. math.-physik. Klasse d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1888.
113. Derselbe, Urogenitalsystem. Ergeb. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 4. 1894.
114. Hermes, Die Epithelverhältnisse in den Ausführungsgängen der männlichen Geschlechtsorgane. Dissert. Rostock. 1893.
115. His, Beiträge zur Kenntniss der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10 u. 11. 1859—62.
116. Hoffmann, C. K., Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Ebendaselbst. Bd. 48. 1889.
117. Derselbe, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, Ord. Eidechsen, Schildkröten und Schlangen. 1890.
118. Hogyes, Kurze Mittheilung über die histologische Struktur und physiologische Funktion der Malpighi'schen Körperchen und der bogig gewundenen Harnkanälchen. Allg. med. Central-Zeitg. 10. Juli 1872.
119. Holl, M., Ueber das Epithel in der Mundhöhle von Salamandra maculata. Sitzber. der Wiener Akad. Bd. 92. Abth. III. 1885.
120. Derselbe, Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temporaria. Ebendaselbst. Bd. 95. Abth. III. 1887.
121. Derselbe, Zur Anatomie der Mundhöhle der Lacerta agilis. Ebendaselbst. Bd. 96. Abth. III. 1887.
122. Hönigschmidt, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Geschmacksorgane. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 23. 1873.
123. Hopkins, Structure of the Stomach of Amia calva. Proceed. of the Amer. Soc. of Microscopists. 1890.
124. Howes, G. B, On the Vestigal Structures of the Reproductive Apparatus in the Male of the Green Lizard. Journ. of Anat. a. Physiol. Vol. 21. 1886.

125. Derselbe, On the Intestinalkanal of the Ichthyopsida. The Linnean Soc. Journ. Zool. Vol. 23. 1890.
126. Derselbe, On the Visceral Anatomy of the Australion Torpedo with Special Reference to the Suspension of Vertebrate Alimentary Canal. Proceed. of the zool. Soc. of London. 1890.
127. Hoyer, H., Ueber den Nachweis des Mucins mittelst der Färbemethode. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890.
128. Hürthle, K., Beiträge zur Kenntniss des Sekretions-Vorgangs in der Schilddrüse. Arch. f. d. gesam. Physiol. Bd. 56. 1894.
129. Janošik, J., Bemerkungen über die Entwickelung des Genitalsystems. Sitzber. der Wiener Akad. Bd. 99. Abth. III. 1890.
130. Jarisch, A., Ueber die Schlagaderm des menschlichen Hodens. Ber. d. naturwiss. Vereins. Innsbruck 1889.
131. Kallius, Nervenendigungen in den Drüsen. Ergeb. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 4. 1894.
132. Kathariner, Ludwig, Anatomie und Mechanismus der Zunge der Vermilinguier. Jenaische Zeitschr. Bd. 29. N. F. Bd. 22. 1895.
133. Klaatsch, Hermann, Zur Morphologie der Mesenterialbildung am Darmkanal der Wirbelthiere. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 18. 1892.
134. Derselbe, Ueber die Betheiligung von Drüsenbildungen am Aufbau des Peyeri'schen Plaques. Ebendaselbst. Bd. 19. 1892.
135. Klein, Histological Notes. Quart. Journ. of micr Sc. Vol. 21. 1881.
136. Knauff, Das Pigment der Respirationsorgane. Virchow's Arch. Bd. 39. 1867.
137. Kohn, Alf., Studien über die Schilddrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1895.
138. Kolatschewsky, Beiträge zur Histologie der Leber. Ebendaselbst. Bd. 13. 1877.
139. Kölliker, Ueber das Lungenepithel. Sitz.-Ber. d. phys.-medicin. Gesellschaft zu Würzburg 17. Januar 1880.
140. Derselbe, Gleiche Ueberschrift. Ebendaselbst. 21. Febr. 1880.
141. Derselbe, Zur Kenntniss des Baues der Lunge des Menschen. Verhandl. der phys.-medic. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. 16. 1881.
142. Kollmann, J., Intracelluläre Verdauung in der Keimhaut von Wirbelthieren. Recueil zool. suisse N. 2. 1884.
143. Derselbe, Zahnbein, Schmelz und Cement, eine vergleichend histologische Studie. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 23. 1873.
144. Korschelt, E., Ueber die wichtigen Funktionen der Wanderzellen im thierischen Körper. Naturwiss. Wochenschr. 1889.
145. Krause, Rudolf, Beiträge zur Histologie der Wirbelthierleber. I. Abth.: Ueber den Bau der Gallencapillaren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893.
146. Derselbe, Zur Histologie der Speicheldrüsen; Speicheldrüsen des Igels. Ebendaselbst. Bd. 45. 1895.
147. v. Kupffer, Ueber den Nachweis der Gallencapillaren und der

specifischen Fasern der Leberläppchen durch Färbung. Sitzber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München. 1889.
148. Küttner, Beitrag zu den Kreislaufsverhältnissen der Froschlunge. Virchow's Arch. Bd. 61. 1871.
149. Derselbe, Studien über das Lungenepithel. Ebendaselbst. Bd. 66. 1874.
150. Lafforgue, Evariste, Recherches anatomiques sur l'Appendice vermiculaire du caecum. Internat. Monatsschr. Bd. 10. 1893.
151. Laguesse, Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents. Journ. d. l'anat. et de l'physiol. etc. Année 30. 1894.
152. Lamble, Ueber die Epithelialzellen der Darmschleimhaut als Schutzorgane und den Mechanismus der Resorption. Wiener med. Wochenschr. 1859.
153. Landauer, Ueber die Structur des Nierenepithels. Anat. Anzeig. Bd. 10. 1895.
154. Langendorff, Aeltere u. neue Ansichten über die Schilddrüse. Biol. Centralblatt. Bd. 9. 1889.
155. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Schilddrüse. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abth. 1889.
156. O. Langendorff u. S. Laserstein, Die feineren Absonderungswege der Magendrüsen. Arch. f. d. gesam. Physiol. Bd. 55. 1892.
157. Langerhans, Paul, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Bauchspeicheldrüse. Dissert. Berlin. 1869.
158. Derselbe, Ueber die accessorischen Drüsen der Geschlechtsorgane. Virchow's Arch. Bd. 61. 1874.
159. Langley, J. N., On the Histology and Physiology of Pepsinforming Glands. Philos. Transact. Vol. 72. 1881.
160. Derselbe, On the Histology of the Mucous Salivary Glands and on the Behaviour of their Mucous Constituents. The Journ. of Physiol. Vol. X.
161. Laserstein, Sigfried, Ueber die Anfänge der Absonderungswege in den Speicheldrüsen und im Pankreas. Arch. f. d. gesam. Physiol. Bd. 55. 1894.
162. Lataste et Blanchard, Le Péritoine du Python de Sèba accompagne et ne dépasse par les organes génitaux. Bullet. de la Soc. Zool. d. France. 1879.
163. Latschenberger, Johann, Ueber den Bau des Pankreas. Sitzber. d. Wiener Akad. Bd. 65. 1872.
164. Lavdowsky, M., Zur feineren Anatomie und Physiologie der Speicheldrüsen, insbesondere der Orbitaldrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13. 1876.
165. Legros, Ch., Sur la structure et l'épithélium propre des canaux sécréteurs de la bile. Journ. d. l. anat. et d. l. physiol. etc. Année 10. 1874.
166. Letzerich, Ludwig, Ueber die Resorption verdauter Nährstoffe (Eiweisskörper und Fette) im Dünndarm. Virchow's Archiv. Bd. 39. 1867.

167. Lewaschew, S. W., Ueber eine eigenthümliche Veränderung der Pankreaszellen warmblütiger Thiere bei starker Absonderungsthätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26. 1886.
168. Leydig, Fr., Die Zähne einheimischer Schlangen nach Bau und Entwickelung. Bonn. 1872.
169. Derselbe, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen. 1872.
170. List, Joseph, Heinrich, Ueber Becherzellen im Blasenepithel des Frosches. Sitzber. d. Wiener Akad. Bd. 89. Abth. III. 1884.
171. Derselbe, Untersuchungen über das Kloakenepithel der Plagiostomen. Ebendaselbst. Bd. 92. Abth. III. 1885.
172. Derselbe, Ueber Strukturen der Drüsenzellen. Biolog. Centralbl. Bd. 6. Nr. 19. 1886.
173. Derselbe, Ueber Becherzellen und Leydig'sche Zellen (Schleimzellen). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26. 1886.
174. Derselbe, Ueber Becherzellen. Ebendaselbst. Bd. 27. 1886.
175. Derselbe, Zur Frage der Secretion und der Struktur der Becherzellen. Ebendaselbst. Bd. 28. 1887.
176. London, Das Blasenepithel bei verschiedenem Füllungszustande. Arch. f. Anat. u. Physiol., Phys. Abth. 1881.
177. Luschka, Hubert, Die Schleimhaut des Cavum laryngis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 5. 1869.
178. Machate, Untersuchungen über den feineren Bau des Darmkanales von Emys europaea. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 32. 1879.
179. Majewski, A., Ueber die Veränderungen der Becherzellen im Darmkanal während der Secretion. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. 11. 1894.
180. Maria Sacchi, Sulla morfologia delle glandule intestinali dei Vertebrati. Pavia. 1886. Estratto dal Bollet. sc. Nr. 2. 1886.
181. Derselbe, Contribuzioni all' Istologia ed Embryologia dell' apparecchio digerente dei Batraci e dei Rettili. Estratto dei Rend. del R. Istit. Lomb. Serie 2. Vol. 19. Fasc. 9. 1886.
182. Meckel, A., Ueber die Villosa des Menschen und einiger Thiere. Deutsches Arch. f. d. Physiol. Bd. 5. 1819.
183. Meckel, J. F., Beiträge zur Geschichte des Darmkanales der Amphibien. Nachtrag zu Bd. 3. Heft 1 und 2. Ebendaselbst. Bd. 5. 1819.
184. Meckel, Heinrich, Zur Morphologie der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Wirbelthiere in ihrer normalen und anormalen Entwickelung. Halle. 1848.
185. Melissinos, C., Untersuch. über einige intra- und extranucleare Gebilde im Pankreas der Säugethiere und ihre Beziehung zu der Secretion. Arch. f. Anat. und Physiol. phys. Abth. 1890.
186. Merkel, Friedrich, Die Speichelröhren. Rectoratsprogramm. Leipzig 1884.

187. Derselbe, Respirationsapparat. Ergeb. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 4. 1894.
188. V. v. Mihalkovics, Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens. Ber. d. math.-phys. Klasse d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1873.
189. Milani, Beiträge zur Kenntniss der Reptilienlunge. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. und Ontog. d. Thiere. Bd. 7. 1894.
190. Miller, The Lobule of the Lung and its Blood-Vessels. Anatom. Anzeig. Jahrg. VII. 1892.
191. Derselbe, The Structur of the Lung. Journ. of Morph. Boston. Vol. 8. 1893.
192. Milnes Marshall and Edward J. Bles, The Development of the Kidneys and Fatbodies in the Frog. Stud. from the Biol. Laborat. of the Owens College Vol. 2. 1890.
193. Minot, C. Sedgewik, Studies on the Tongue of Reptiles and Birds. Anniversary Memoirs of the Boston soc. of Nat. Hist. 1880.
194. Mollier, S., Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth. 1890.
195. Motta Maia, Cl., et Renaut, J., Note sur la structure et la signification morphologique des glandes stomacales de la Cistude d'Europe. Arch. de Physiol. norm. et. pathol. Année 10. 1878.
196. Mouret, J., Contribution a l'étude des cellules glandulaires (pancreas). Journ. d. l'anat. et. d. l. physiol. Année 31. 1895.
197. Müller, Wilh., Ueber den feineren Bau der Milz. Leipzig u. Heidelberg. 1865.
198. Müller, Erik, Zur Kenntniss der Labdrüsen der Magenschleimhaut. Biologiska Föremingens Förhandlingar. Bd. 5. Nr. 8. 1892.
199. Derselbe, Zur Kenntniss der Ausbreitung und Endigungsweise der Magen-, Darm- und Pankreasnerven. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892.
200. Derselbe, Ueber Secretcapillaren. Ebendaselbst. Bd. 45. 1895.
201. Nagy v. Regiczy, E., Ueber die Epithelzellen des Magens. Ebendaselbst. Bd. 18. 1880.
202. Nauwerk, Ein Nebenpankreas. Pathol.-anat. Mitth. Bd. 14.
203. Nicolas, A., Sur les cellules a grains du fond des glandes de Lieberkühn chez quelques Mammifères et chez le Lézard. Bullet. d. Seanc. d. l. soc. d. scienc. d. Nancy. Année 2. 1890.
204. Derselbe, Recherches sur l'epithélium de l'intestin grêle. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 8. 1891.
205. Derselbe, Contribution à l'étude des cellules glandulaires. I. Les éléments des canalicules du rein primitif chez les Mammifères. Ebendaselbst. Bd. 8. 1891.
206. Derselbe, „Les bourgeons germinatives" dans l'inlestin de la larve de Salamandre. Bibliogr. anat. Nr. 1. 1894.
207. Nussbaum, Moritz, Ueber den Bau und die Thätigkeit der

Drüsen. I. Mittheil. Die Fermentbildung in den Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13. 1877.
208. Derselbe, II. Mitth. Ebendaselbst. Bd. 15. 1878.
209. Derselbe, III. Mitth. Ebendaselbst. Bd. 16. 1879.
210. Derselbe, IV. Mittheil. Ebendaselbst. Bd. 21. 1882.
211. Derselbe, V. Mittheil. Zur Kenntniss der Nierenorgane. Ebendaselbst. Bd. 27. 1886.
212. Ogata, Die Veränderung der Pankreaszellen bei der Secretion. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth. 1883.
213. Oppel, Albert, Zur Anatomie des Proteus anguineus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34. 1889.
214. Derselbe, Ueber Pigmentzellen des Wirbelthierdarmes. Sitzber. d. Gesellschaft. f. Morph. u. Physiol. z. München. 1889.
215. Derselbe, Eine Methode zur Darstellung feiner Strukturverhältnisse der Leber. Anat. Anzeig. Bd. 5. 1890.
216. Derselbe, Ueber Gitterfasern der menschlichen Leber und Milz. Ebendaselbst. Bd. 6. 1891.
217. Derselbe, Die Magendrüsen der Wirbelthiere. Ebendaselbst. Bd. 11. 1896.
218. Derselbe, Ueber die Funktion des Magens, eine physiologische Frage im Lichte der vergleichenden Anatomie. Biolog. Centralbl. Bd. 16. N. 10. 1896.
219. Derselbe, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere. Jena. 1896.
220. Overdieck, Ueber Epithel und Drüsen der Harnblase. Dissert. Göttingen. 1884.
221. Paneth, Ueber das Epithel der Harnblase. Sitzber. der Wiener Akad. Bd. 74. Abth. III. 1876.
222. Derselbe, Ueber die secernirenden Zellen des Dünndarmepithels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31. 1888.
223. Partsch, Carl, Beiträge zur Kenntniss des Vorderdarmes einiger Amphibien und Reptilien. Ebendaselbst. Bd. 14. 1877.
224. Paulsen, Ed., Ueber die Drüsen der Nasenschleimhaut, bes. die Bowmann'schen Drüsen. Ebendaselbst. Bd. 26. 1886.
225. Paus, Ueber normale und pathologische Epithelien der harnleitenden Wege. Dissert. Kiel. 1892.
226. Pentowsky, K., Beiträge zur Histologie der Schleimhaut des Magens und des Duodenum. Medic. Zeitung 1876. N. 14, 15, 17 u. 18. (Referat in: Jahresber. v. Hoffmann u. Schwalbe Bd. 5.)
227. Peske, Josef, Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues der Wirbelthierleber. Dissert. Dorpat. 1874.
228. Platner, Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26. 1886.
229. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung. IV. Die Entstehung und Bedeutung der Nebenkerne im Pankreas, ein Beitrag zur Lehre von der Secretion. Ebendaselbst. Bd. 33. 1889.

230. Plato, Julius, Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung. Ebendaselbst. Bd. 48. 1896.
231. Podwissotzky, Valerian, Anatomische Untersuchungen über die Zungendrüsen des Menschen und der Säugethiere. Dissert. Dorpat. 1878.
232. Podwissotzky, W. (Sohn), Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues der Bauchspeicheldrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21. 1882.
233. Poulton, On the Tongue of the Marsupialia. Proceed. of the zool. soc. of. London. 1883.
234. Derselbe, The Tongue of Perameles nasuata with some suggestion as to the Origin of Taste Bulbs. Quart. Journ. of. mikr. Sc. 1883.
235. Rabl, Hans, Die Entwickelung und Structur der Nebenniere bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 38. 1891.
236. Derselbe, Notiz zur Morphologie der Geschmacksknospen auf der Epiglottis. Anat. Anzeig. Bd. 11. 1895.
237. Ranvier, De l'existence et de la distribution de l'éléidine dans la muqueuse bucco-oesophagienne des Mammifères. Compt. rend. hebdomad. d. Séanc. d. l'acad. d. Sc. T. 97. 1883.
238. Räuber, Zur feineren Structur der Nebenniere. Diss. Berlin. 1881.
239. Reichel, Paul, Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. 8. 1883.
240. Retzius, Ueber die Gallencapillaren und den Drüsenbau der Leber. Biolog. Unters. N. F. Bd. 3. 1892.
241. Derselbe, Weiteres über die Gallencapillaren und den Drüsenbau der Leber. Ebendaselbst. Bd. 4. 1892.
242. Röse, C., Ueber die Zahnleiste und die Eischwiele der Sauropsiden. Anat. Anzeig. Jahrg. VII. 1892.
243. Derselbe, Ueber die Verwachsung der retinirten Zähne mit dem Kieferknochen. Ebendaselbst. Jahrg. VIII. 1893.
244. Derselbe, Ueber die Nasendrüsen und Gaumendrüsen von Crocodilus porosus. Ebendaselbst. Jahrg. VIII. 1893.
245. Rüdinger, Ueber Leukocytenwanderung in den Schleimhäuten des Darmkanals. Sitzber. d. math.-physik. Klasse d. k. b. Akad. der Wiss. z. München. Bd. 25. 1895.
246. Sacerdotti, Ueber die Entwickelung der Schleimzellen des Magendarmkanals. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physologie. Bd. 11. 1894.
247. Derselbe, Ueber die Regeneration des Schleimepithels des Magendarmkanals bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1896.
248. Sachs, J., Zur Kenntniss der sog. Vacuolen oder Becherzellen im Dünndarm. Virchow's Arch. Bd. 39. 1867.
249. Santa Sirena, Ueber den Bau und die Entwickelung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien. Verhandl. d. physik.-medic. Gesellsch. z. Würzburg. N. F. Bd. 2. 1872.
250. Saviotti, Untersuch. über den feineren Bau des Pankreas. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 5. 1869.

251. Schachowa, Seraphima, Untersuchungen über die Niere. Dissert. Bern. 1876.
252. Schiff, Moritz, Ueber die Rolle des pankreatischen Saftes und der Galle bei Aufnahme der Fette. Untersuch. z. Naturlehre u. s. w., herausgegeben v. Moleschott. Bd. 2. Heft 3. 1857.
253. Schirmer, Beitrag zur Geschichte und Anatomie des Pankreas. Dissert. Basel. 1893.
254. Schneidemühle, Vergleichend-anatomische Untersuchungen üb. den feineren Bau der Cowper'schen Drüsen. Deutsche Zeitschr. f. Thiermed. u. vergl. Pathol. Bd. 6.
255. Schnitzler, Beitrag zur Kenntniss der Trachealschleimhaut. Dissert. München. 1893.
256. Schoof, F., Zur Kenntniss des Urogenitalsystems der Saurier. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 54. 1888.
257. Schultz, Paul, Ueber die Giftdrüsen der Kröten u. Salamander. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34. 1889.
258. Schulze, Fr. Eilhard, Epithel und Drüsenzellen. Ebendaselbst. Bd. 3. 1867.
259. Schiller, Rudolf, Ueber die Zungendrüsen von Anguis, Pseudopus und Lacerta. Ebendaselbst. Bd. 38. 1891.
260. Semon, Richard, Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältniss zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anatom. Anzeig. Jahrg. V. 1890.
261. Severin, Untersuch. über das Mundepithel bei Säugethieren mit Bezug auf Verhornung, Regeneration und der Art der Nervenendigung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26. 1886.
262. Shore and Jones, On the Structure of the Vertebrate Liver. The Journ. of Phys. Vol. 10. 1889.
263. Smirnow, Alexis, Ueber die Nervenendigungen im Oesophagus des Frosches. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 10. 1893.
264. Solger, Beiträge zur Kenntniss der Niere und bes. der Nierenpigmente niederer Wirbelthiere. Abhandlung der Nat.-Forsch.-Gesellsch. z. Halle. Bd. 15. 1882.
265. Derselbe, Ueber Ungleichheiten der Hoden beider Körperhälften bei einigen Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26. 1886.
266. Derselbe, Zur Kenntniss der Crocodilniere und der Nierenfarbstoffe niederer Wirbelthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.
267. Derselbe, Der Bürstenbesatz an secretorischen Epithelzellen des aufstreigenden Schenkels der Henle'schen Schleife. Deutsche med. Wochenschr. Nr. 22. 1893.
268. Spee, Graf, Beobachtungen über den Bewegungsapparat und die Bewegung der Darmzotten, sowie deren Bedeutung für den Chylusstrom. Akad. Habilit.-Schr. Kiel. 1885.
269. Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. a. d. zool.-zoot. Instit. z. Würzburg. Bd. 3. 1876

270. Derselbe, Die Segmentalorgane der Amphibien. Verhandl. der phys.-med. Gesellsch. z. Würzburg. Bd. 10. 1860.
271. Steiger, Robert, Beiträge zur Histologie der Niere. Dissert. Bern. 1886.
272. Steiner, Hermann, Ueber das Epithel der Ausführungsgänge der grössten Drüsen des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892.
273. Stilling, Zur Anatomie der Nebenniere. Virchow's Archiv. Bd. 109. 1887.
274. Stintzing, R., Zum feineren Bau und zur Physiologie der Magenschleimhaut. Sitzber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München. 1889.
275. Derselbe, Ueber die Magenschleimhaut bei Secundärerkrankungen des Magens. Ebendaselbst. 1889.
276. Stöhr, Ph., Ueber das Epithel des menschlichen Magens. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. z. Würzburg. N. F. Bd. 15. 1880.
277. Derselbe, Zur Histologie des menschlichen Magens. Ebendaselbst. 1880.
278. Derselbe, Ueber die Pylorusschleimhaut. Ebendaselbst. 1881.
279. Derselbe, Ueber die peripheren Lymphdrüsen. Ebendaselbst. 1883.
280. Derselbe, Ueber Mandeln und Balgdrüsen. Ber. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-physik. Klasse, 11. Juni 1883.
281. Derselbe, Verdauungsapparat. Ergeb. d. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. 1892.
282. Derselbe, Lehrbuch der Histologie. 7. Aufl. 1896.
283. Strahl, Ueber den Wolff'schen Gang und die Segmentalbläschen bei Lacerta. Sitzber. d. Gesellsch. z. Beförd. d. gesam. Naturwiss. z. Marburg. Nr. 3. 1886.
284. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss des Baues des Oesophagus und der Haut. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abth. 1889.
285. Stutz, Ueber eosinophile Zellen in der Schleimhaut des Darmkanals. Dissert. Bonn. 1895.
286. Swiecicki, Untersuchung über die Bildung und Ausscheidung des Pepsins bei Batrachiern. Arch. f. d. gesam. Physiol. Bd. 18. 1876.
287. Teraszkiewicz, Zur Histologie der Schleim-, serösen und Speicheldrüsen und des Pankreas. Gekrönte Preisarb., abgedr. i. d. Arb. a. d. Laborat. d. med. Fac. zu Warschau. 1875. (Ref. in: Jahresber. v. Hoffmann u. Schwalbe. Bd. 4.)
288. v. Teutleben, Die Tuben-Tonsille des Menschen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwick.-Gesch. Bd. 2. 1877.
289. Todaro, Nota sopra la presenza degli organi del gusto nella lingua dei Sauriani. R. accad. dei Lincei class I. a di scienze matemat., fisiche e naturali. Tornata del 6. Febbrajo 1876.
290. Tomes, Charles, S., On the Development of the Teeth of the Newt, the Frog and certain Lizards. Proceed. of the Roy. Soc. Bd. 23. 1874—1875.
291. Derselbe, On the Structure and Development of the Teeth of Ophidia. Ebendaselbst. 1874—1875.

292. Derselbe, Gleiche Ueberschrift. Philosoph. Transact. Vol 165. 1875.
293. Tornier, Oskar, Ueber Bürstenbesätze der Drüsenepithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27. 1886.
294. Trinkler, Nicolas, Ueber den Bau der Magenschleimhaut. Ebendaselbst. Bd. 24. 1885.
295. Vaillant, M., Sur la disposition du Tube digestif chez les Chéloniens. Extrait du Bullet. d. l. Soc. philomathique d. Paris Séance du 17 Avril 1886.
296. Valentini, Gustav, Ueber die Bildungsstätte des Gallenfarbstoffes beim Kaltblüter. Dissert. Königsberg. 1888.
297. Van der Stricht, Contribution à l'étude du mécanisme de la sécretion urinaire. Académie des scienc. d. Paris. T. 112. 1891.
298. Derselbe, La signification des cellules épithéliales de l'épididyme de Lacerta vivipara. Compt. rend. d. l. Soc. d. biol. T. 5. 1893.
299. Van Gehuchten, Le mecanisme de la sécretion. Anat. Anz. 1891.
300. Ver Eecke, Modification de la cellule pancreatique pendant l'activité sécrétaire. Arch. d. biol. T. 13. 1895.
301. Victor Seng, Ein Beitrag zur Lehre von den Malpighi'schen Körperchen der menschlichen Niere. Sitzber. der Wiener Akad. Bd. 64. Abth. II. 1871.
302. Vogt, C. u. Yung, E., Lehrbuch der practischen vergleichenden Anatomie. Braunschweig. 1885.
303. Vosseler, Ueber Bau u. Function der Darmschleimhaut. Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturkunde i. Württemberg. Jahrg. 51. 1895.
304. Waller u. Björkmann, Studien über den Bau der Trachealschleimhaut mit besonderer Berücksichtigung des Epithels. Biol. Untersuch. v. Retzius. 1882.
305. Walther, Felix, Zur Entwickelungsgeschichte der Vorniere des Hühnchens. Anat. Anzeig. Jahrg. V. 1890.
306. Warburg, Beiträge zur Kenntniss der Schleimhaut des menschlichen Magens. Dissert. Bonn. 1894.
307. Watney, Herbert, Zur Kenntniss der feineren Anatomie des Darmkanals. Centralbl. f d. medic. Wissensch. Nr. 48. 1874.
308. Derselbe, Research on the Minute Anatomy of the Alimentary Canal. Proceed. of the Roy. Soc. Vol. 24. 1876.
309. Derselbe, Note on the Minute Anatomy of the Thymus. Ebendaselbst. 1878.
310. Derselbe, Further Note on the Minute Anatomy of the Thymus. Ebendaselbst. 1881.
311. Derselbe, The Minute Anatomy of the Thymus. Philos. Transact. of the Roy. Soc. 1883.
312. Weldon, On the Suprarenal Bodies of the Vertebra. Quart. Journ. of Micros. Sc. for January 1885.
313. Wiedersheim, Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus etc. Morph. Jahrb. Bd. 1. 1876.
314. Derselbe, Die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in

der Darmschleimhaut. Wissensch. Rundschau sowie Freiburger Festschr. d. 56. Vers. deutsch. Naturforscher und Aerzte. 1883.
315. Derselbe, Ueber die Entwickelung des Urogenitalapparates bei Crocodilen u. Schildkröten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890.
316. Derselbe, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. III. Aufl. Jena. 1893.
317. Wilder, Studies in the Phylogenesis of the Larynx. Anat. Anzeig. Jahrg. VII. 1892.
318. Wladyslaw, Messing, Anatomische Untersuchungen über den Testikel der Säugethiere mit besonderer Berücksichtigung des Corpus Highmori. Dissert. Dorpat. 1877.
319. Zander, R., Ueber functionelle und genitische Beziehungen der Nebennieren zu anderen Organen, speciell zum Grosshirn. Beiträge z. path. Anat. u. z. allg. Pathol. herausgegeb. v. Ziegler. Bd. 7. 1890.
320. Zeiss, Otto, Mikroskopische Untersuchung über den Bau der Schilddrüse. Dissert. Strassburg. 1877.
321. Zielinska, Marie, Beiträge zur Kenntniss der Schilddrüse. Dissert. Bonn. 1894.

Nachtrag zu den Vomerzähnen.

Nachdem ich die vorliegende Arbeit dem Drucke übergeben hatte, bin ich in den Stand gesetzt worden, über die Vomerzähne eine Revision an vier Alkohol-Exemplaren anzustellen. Das Resultat war folgendes:

	Gesammtkörperlänge	Geschlecht	Vomerzahn
Nr. 1	68 cm	♂	fehlt
Nr. 2	45,5 cm	♂	nur an der linken Seite
Nr. 3	46,5 cm	?	—
Nr. 4	46,5 cm	?	—

Bei Nr. 2 war der linke Vomerzahn deutlich ausgebildet, sodass man ihn ohne weiteres sehen konnte. An der rechten Seite war er aber vollständig rudimentär und seine Stelle bloss durch eine etwas härtere Consistenz des Knochens erkennbar. Ob bei Nr. 3 u. 4 unter der Schleimhaut sitzende rudimentäre Vomerzähne vorhanden waren, konnte ich nicht ermitteln, da die Ablösung der Schleimhaut vom Knochen im Interesse der Schonung des Materials unterbleiben musste.

Aus meinen wiederholten Untersuchungen ergiebt sich also, dass unter den fünf Exemplaren nur bei einem ein Vomerzahn vorkommt.

Baur (1) berichtet, dass bei einem 210 mm langen Alkohol-Exemplar von Sphenodon jeder Vomer einen deutlich ausgebildeten Zahn besass; nach Howes (5) war der Vomer unter neun Exemplaren bei vier bezahnt und Siebenrock (9) fand die Vomerzähne unter neun Hatteria-Köpfen nur bei einem. Auch Herr Hofrath Wiedersheim theilte mir mündlich mit, das betreffende Gebilde schon vor Jahren mit Sicherheit constatirt zu haben.

Wiewohl die Vomerzähne nur bei relativ wenigen Exemplaren vorkommen und es zur Zeit noch nicht zu entscheiden ist, ob sie nur in der Jugend existiren und im Alter verschwinden, oder aber ob sie ausschliesslich den männlichen Thieren eigen sind, was Siebenrock (9) besonders betont, kann man ihnen doch eine hohe Bedeutung zuschreiben, insofern nämlich, als sie auf eine nähere Beziehung der Hatteria erstens zu gewissen fossilen Formen, wie z. B. zu Palaeohatteria (Credner (3)), Champsosaurus (Dollo (4)), Protorosaurus (Seley (8)) und zweitens zu den Proamphibien hinweisen.

Freiburg i. Br., den 3. Februar 1897.

Osawa.

Literatur-Verzeichniss.

1. Baur, Osteologische Notizen über Reptilien. I. Rhynchocephalia. Zoolog. Anzeig. Nr. 238. 1886.
2. Boulenger, A new Permian Rhynchocephalian Reptile. Nature. Vol. XXXIX p. 562. 1889.
3. Credner, Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden. Zeitschr. d. deutsch. Geol. Gesellsch. 1888.
4. Dollo, Nouvelle note sur le Champsosaure, Rhynchocephalien adapté à la vie fluviatile. Bull. d. l. Soc. Belg. d. Geol. 1892.
5. Howes, On Hatteria. Proceed. of the zool. Soc. of London. May 6. 1890.

6. Röse, Das Zahnsystem der Wirbelthiere. Ergebnisse der Anat. u. Entwick.-Gesch. 1896.
7. Rost, Versuch einer Phylogenie des Gebisses. Inaug.-Dissert. Jena. 1883.
8. Seeley, Researches on the Structure, Organisation and Classification of the fossil Reptilia. I. On the Protorosaurus Speneri Philos. Transact. Vol. 178. 1887.
9. Siebenrock, Zur Osteologie des Hatteria-Kopfes. Sitzber. d. Wiener Akad. Bd. 102. Abth. I. 1893.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta.

Von

M. Nussbaum.

Die Räderthiere sind getrennten Geschlechts und legen entweder Eier oder tragen die Brut bis zu verschiedenem Grade der Entwicklung weiter.

Hydatina senta gehört zu den eierlegenden Räderthieren. Was grade dieses von Maupas zuerst zu Versuchen über die Entstehung des Geschlechts benutzte Thier auszeichnet, ist seine schnelle Entwicklung und seine geringe Grösse. Die Versuche können daher, sobald man die Bedingungen richtig wählt, binnen kurzer Zeit an einer ungemein grossen Zahl von Thieren angestellt werden, wobei jedes einzelne Versuchsthier der genauesten Beobachtung zugänglich ist. Da es vielleicht Diesem oder Jenem meiner Leser erwünscht sein mag, so soll eine Beschreibung der Hydatina senta und ihrer wichtigsten Lebenserscheinungen vorausgeschickt werden, soweit dies für unsere Zwecke nöthig ist.

Dalrymple[1]) hat zuerst an Notommata anglica nachgewiesen, dass die Rotatorien keine Hermaphroditen seien, indem er die Männchen der bezeichneten Art auffand und abbildete. Dann hat in Deutschland Leydig[2]) bei Notommata Sieboldi die Männchen entdeckt und nach Beschreibungen und Abbildungen älterer Autoren die Gattung Enteroplea für die Männchen der Hydatina senta erklärt. Wie richtig diese Vorhersage gewesen ist, zeigte Cohn[3]), der die Männchen der Hydatina senta beschrieben hat. Cohn betonte, dass neben den Wintereiern, die nach ihm nur im Frühling und Herbst auftreten und die er für befruchtete Eier hält, weibliche und männliche Sommereier von der Hydatina senta abgesetzt werden. Es gibt also „männliche und weibliche“ Eier. „Jedes Weibchen kann immer nur Eier eines Geschlechts produciren“.

1) Philosophical Transactions 1849.

2) Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. 6, 1855 pag. 97.

3) Ebendaselbst Bd. 7. pag. 431.

Die Männchen der Hydatina senta sind bedeutend kleiner als die Weibchen und zeigen ausser der reducirten Körperlänge noch andere Male mangelhafter Entwicklung. Man trifft Männchen bis zu 0,25 mm Länge. Die Leibesgestalt ist kegelförmig; am vorderen basalen Ende des Kegels liegt das Räderorgan, an der Spitze des Kegels, dem hinteren Leibesende zwei Cement- oder Klebdrüsen. Der Verdauungskanal fehlt. Zwei Nephridien sind in der Leibeshöhle vorhanden, neben dem ovalen die Hauptmasse der Leibessubstanz ausmachenden Hoden. Die Männchen kriechen aus dem Ei ohne reife Geschlechtsproducte, die sich erst im Laufe des ersten Tages zu fertigen, beweglichen Samenfäden ausbilden. Nach stattgehabter Begattung werden die Hoden immer kleiner, so dass es leicht ist, ältere Männchen auch bei schwächeren Vergrösserungen zu erkennen. Bei der Begattung stülpt das Männchen seinen Penis vor, durchbohrt die Haut des Weibchen und spritzt eine kleine Menge Samenfäden in die Leibeshöhle des Weibchen. Der Act dauert nur kurze Zeit, 1 bis 1,5 Minuten. Ein Männchen kann mehrere Weibchen begatten.

Eine vorgebildete Geschlechtsöffnung gibt es beim Weibchen nicht; man sieht die Leibeshöhle an den verschiedensten Stellen angebohrt werden, wenn man öfter Copulationen beobachtet. Die Männchen umschwärmen schon die Eier mit reifen weiblichen Embryonen. Wenn das junge Weibchen eben die Schale sprengt und mit dem Kopfende voraus sie verlässt, so wird es gleich vom nächsten Männchen ergriffen, festgehalten und begattet; aber auch in höherem Lebensalter wird es vom Männchen nicht verschmäht. Nach Maupas Angaben soll nur die in den ersten sechs bis sieben Stunden nach dem Auskriechen der Weibchen erfolgte Begattung zur Befruchtung der Eier führen können. Danach würden Weibchen, die schon Sommereier gelegt haben, keine Dauereier liefern können. Finden sich somit nach dem Gelege von Sommereiern in einer Cultur an den folgenden Tagen Dauereier, so müssen diese von einer jüngeren als der anfänglichen Generation abstammen.

Die Beschreibung des Nerven- und Muskelsystems kann hier füglich übergangen werden; doch verdient hervorgehoben zu werden, dass die Männchen ungemein geschickte Schwimmer sind und pfeilgeschwind durch das Wasser schiessen.

Eine contractile Blase fehlt.

Ein werthvolles Zeichen für das Erkennen der Männchen und der Unterscheidung von gleich oder annähernd gleich grossen jungen Weibchen ist das Vorhandensein von zwei bis drei kleinen Klümpchen stark lichtbrechender Substanz in der Höhe des Hodens.

Die Männchen nehmen keine Nahrung auf und leben deshalb auch nur kurze Zeit, etwa 2 bis 3 Tage.

Die ausgewachsenen Weibchen der Hydatina senta haben eine Länge von 0,75 mm, so dass man sie mit blossem Auge oder mit einer einfachen Lupe recht gut erkennen kann. Daneben ist es möglich, das lebende Thier auch mit starken Vergrösserungen unter dem Mikroskop zu beobachten und eine recht weitgehende Einsicht in den Aufbau seiner Organe schon am unzerlegten Object zu gewinnen; namentlich wenn man durch Hunger dasselbe durchsichtig gemacht hat.

Im günstigsten Falle wird die volle Grösse erst 2 Tage nach dem Auskriechen aus dem Ei erreicht. Frisch ausgekrochen misst das in seinen Geweben noch mit Dotterresten durchsetzte Thier 0,2 bis 0,3 mm, wird aber bei höherer Temperatur (über 20° C.) innerhalb 24 Stunden legereif und hat dann eine Länge von 0,5 bis 0,6 mm. Diese Eigenthümlichkeiten sind für das Experiment insofern von Bedeutung, als man diese Maasse zur Controle von Zählungen benutzen kann, die sich ohne Entfernung der Thiere einer gewissen Grösse über zwei bis drei Tage hinziehen. Die grössten 0,75 mm messenden Thiere stammen sicher nicht vom vorhergehenden Tage.

Die Leibesform ist annähernd die eines Kegels, mit breitem von dem Räderorgane gekrönten Vorderende, während das hintere spitze Leibesende zwei Kittdrüsen als Anhänge trägt. Die Hydatina ist ein geschickter, ausdauernder Schwimmer und im Stande, durch blitzschnelle Zusammenziehung der Muskulatur die Leibesgestalt erheblich zu verändern.

Nervensystem und Muskulatur der Hydatina senta bedürfen an dieser Stelle keiner Erörterung; als neu für Hydatina senta, wenn auch schon für andere Räderthiere bekannt, möchte ich hier den Fund verzeichnen, dass die Muskeln quergestreift sind. Man kann sich leicht davon überzeugen, wenn man die lebenden Thiere mit heisser Sublimatlösung abtödtet, ohne ihnen Zeit zu

entstellenden Zusammenziehungen zu lassen. Dabei behalten sie eine durchaus lebenstreue Form.

Der Darm des Weibchen zerfällt in den Kaumagen, den kurzen wimpernden Schlund, den mit Drüsenepithel besetzten Darm und die Kloake. Schlund, Darm und Kloake wimpern, zwischen Kloake und After liegt ein kurzer nicht wimpernder Abschnitt. In den Anfangstheil des Darmes mündet auf jeder Seite eine Verdauungsdrüse von spitzkugeliger Gestalt.

Betrachtet man ein Thier während des Schwimmens, also in natürlicher Lage, so durchbricht die Kloake dorsal vor den Kittdrüsen die äussere Cuticula.

Bei gehörigem Futter ist der Darm der weiblichen Hydatinen beständig gefüllt und zwar bei jüngeren Thieren meist birnförmig, bei älteren eierlegenden dagegen keulenförmig. Mangelt das Futter, so hört auch bei alten Thieren die Füllung des Darmes bis zum After auf; die Kloake wird stark verengt und die Füllung des Darmes ist eine Zeit lang noch birnförmig, bis schliesslich auch der letzte Rest von Nahrung entleert ist. Die verzehrten Euglenen werden soweit verdaut, dass aus dem After eine ungemein feinkörnige aber grüne Masse entleert wird. Für die Untersuchung lebender Objecte ist eine nicht zu lange hungernde Hydatina mit leerem Darm, wegen der Durchsichtigkeit ihres Leibes, ein überraschend schönes Material.

Nach Futterzusatz wirbeln sich hungernde Weibchen innerhalb 5 Minuten den ganzen Darm mit Euglenen prall voll; 20 Minuten nach dem Futterzusatz beginnt schon die erste Kothentleerung. Entzieht man vollgefressenen Thieren die Nahrung; so ist bei 20° C. nach 2 bis 3 Stunden der Darm wieder leer. Alles dies beweist einen sehr energischen Stoffwechsel.

Am besten gelang die Ernährung mit täglich aus dem Freien frisch beschafften Euglenen. Frische Hefe lieferte nur ungenügendes Futter und fein verriebene eiweissreiche Pflanzensamen wurden ganz verschmäht. Man ist somit auf die Euglenen angewiesen, aus denen man vor der Verabreichung namentlich etwaige Algen fressende Infusorien und auch Nematoden entfernen muss; da beide der Hydatinenzucht schädlich sind. Selbstverständlich überzeugt man sich, dass in dem zugesetzten Futter auch keine Hydatinen oder Eier von Hydatinen vorkommen.

Lässt man junge Weibchen hungern, so bleiben sie in der Entwicklung stehen. Zwei Tage andauernder Hunger tödtet schon eine grosse Zahl. Alte Thiere hören bei Futtermangel auf, Eier zu legen; die Dotterstöcke verkleinern sich. Setzt man dann wieder Futter zu, so beginnt, wenn der Hunger nicht zu lange angehalten hat, die Eibildung von Neuem.

Von der erschwerten Ernährung bei hoher Temperatur gibt Versuch 51^3 ein anschauliches Bild.

Trotz des täglich zugesetzten Futters werden die schon am 24. Juli ausgekrochenen Weibchen bis zum 26. Juli noch nicht geschlechtsreif, obschon die Temperatur 24° C. betrug. Von acht Weibchen werden am 27. Juli nur fünf legereif, nachdem das Aquarium gereinigt und mit neuem Futter versehen worden war; drei junge Weibchen sterben ab und von den überlebenden gehen trotz erneuten Futterzusatzes am nächsten Tage noch weitere zwei Stück ein.

Aus dem Versuch 51^4 und 51^6 ergeben sich für die Entwicklung der Eier folgende Daten.

Aus 51^4. Ein 10 h 15 ungefurchtes Ei ist bei 22° C. um 11 Uhr mehrfach gefurcht und zeigt um 12 Uhr eine periphere hufeisenförmige Zone kleiner, heller (Ectoderm) Zellen, die, an einem Pol der Längsseite geöffnet, centrale grössere und dotterreichere Zellen umgibt. Nach $27^1/_2$ Stunden ist in dem aus diesem Ei ausgekrochenen Weibchen wieder ein Ei gebildet. Die Zeit der ersten Eiablage dieses Weibchen wurde nicht beobachtet.

Aus 51^6. Ein 9 h 30 bei 23° C. gelegtes Ei zeigt 4 h 20, also nach 7 Stunden, durchsichtigen wimpernden Embryo; das ausgekrochene W. hat 23 Stunden nach der Ablage grosse Dotterstöcke und ist 32 Stunden nach der Ablage legereif.

Sobald die Weibchen grüne Euglenen gefressen haben, sind sie auch mit blossem Auge oder mit der Lupe sofort von den Männchen, die des ausgebildeten Darmes entbehren, zu unterscheiden. Vorher ist dies bei stärkeren Vergrösserungen auch leicht möglich. Hat man aber in einem kleinen Aquarium eine grössere Zahl von Thieren zu beobachten, so kann man stärkere Vergrösserungen nicht anwenden und man ist gezwungen, nach Merkmalen zu suchen, die schon bei einer 30fachen Vergrösserung eine sichere Diagnose möglich machen. Dies ist um so mehr nöthig, als die Zählungen an beweglichen Objecten vorgenommen werden müssen.

Nun kann man gewöhnlich schon an der Art der Bewegung junge, eben ausgekrochene Weibchen von Männchen unterscheiden. Die Männchen schiessen pfeilgeschwind durch das Gesichtsfeld, wenn sie nicht gerade in der Begattung begriffen sind oder die weiblichen Eier, deren Embryonen zum Auskriechen reif sind, umschwärmen. Die jungen Weibchen haben eine trägere und mehr drehende Art der Fortbewegung. Man kann aber schon bei einer 30fachen Vergrösserung an einem untrüglichen Zeichen die jungen Weibchen mit leerem Darm von den Männchen unterscheiden. Das ist der chitinige Kauapparat, der den Männchen fehlt, und die Concretionen hinter den Hoden der Männchen, die man beim Weibchen nicht antrifft. Das vordere Leibesende, mit dem Räderapparat bewaffnet, ist in beiden Geschlechtern weit breiter als das hintere Leibesende, das zwei Kittdrüsen als Anhänge trägt. Es ist somit leicht, das vordere von dem hinteren Ende der Thiere zu unterscheiden, auch wenn sie in Ruhe sind. Beim Schwimmen geht das vordere Ende mit dem Räderapparat stets voraus. Der Kauapparat und die Concretionen sind im auffallenden Licht stark glänzend und heben sich von der durchsichtigen übrigen Leibesmasse scharf ab. Daher ist jedes kleine Exemplar der Hydatina mit einer starkglänzenden und beim Schwimmen gradezu aufblitzenden Zeichnung vorn in dem sonst matt leuchtenden Leibe ein Weibchen; liegen zwei bis drei im auffallenden Lichte glänzende, im durchfallenden Lichte dunkle Punkte im Hinterleibe der zu bestimmenden, eben ausgekrochenen Hydatina, so ist das Thier, wie Untersuchung bei stärkerer Vergrösserung jedesmal bestätigt, ein Männchen.

Die Nierenorgane sind paarig und oben seitlich vom Kaumagen an der Unterfläche des Räderapparates in der Bauchhöhle befestigt, so dass sich ihr Anfangstheil nicht von der Anheftungsstelle entfernen kann. Gewöhnlich sieht man zwei wimpernde Oeffnungen an dem vorderen drüsigen Ende jeder Niere. Gegen das hintere Leibesende verläuft auf jeder Seite ein einfacher Gang, der in der Gegend dicht vor der Kloake in einem breiten Bande mit der äusseren Uteruswand verwachsen ist.

Ventral zur Kloake liegt eine contractile Blase, in deren aboralen Theil die beiden Nierengänge gesondert einmünden. Die contractile Blase ergiesst in regelmässigen Pulsen ihren Inhalt in das Endstück der Kloake. Die Bewegungen der con-

tractilen Blase können schon durch die Eischale an reifen Embryonen beobachtet werden.

Oral von der Mündung der contractilen Blase liegt das Endstück des weiblichen Geschlechtsapparates.

In dem grossen cuticularen Sack des weiblichen Geschlechtsapparats liegen beisammen: oral hoch, dicht unter den Speicheldrüssen der Eierstock und, ventral den Darm umgreifend, der Dotterstock. Die reifenden Eier schieben sich zwischen Darm und Dotterstock vor, gehen während der Zeit ihres stärksten Wachsthums eine innige Verbindung mit dem Dotterstock ein, die sich wieder löst, sobald das Ei bis auf die Höhe der Kloake herabgerutscht ist. An dieser Stelle findet die Befruchtung der Dauereier statt, und auch alle übrigen Eier umgeben sich hier mit einer Membran, um alsdann in das Endstück der Kloake überzutreten und ausgestossen zu werden. Es wird Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, genaue Aufschlüsse über die Bildung der Richtungskörper zu gewinnen, die in den reifenden, in der Höhe der Kloake liegenden Eiern vor sich geht.

Aus dem Studium der Richtungskörperbildung bei den männlichen und weiblichen Sommereiern und bei den Dauereiern der Räderthiere wird sich vielleicht ein weiteres Verständniss für die Entstehung des Geschlechts ergeben. Doch halte ich es für verfrüht, schon hier näher auf diese Frage einzugehen, da meine Untersuchungen über diesen Punkt noch nicht weit genug gediehen sind. Man weiss bis jetzt auch nicht, wie die Samenfäden zu den Eiern gelangen und weshalb trotz eingetretener Begattung in vielen Fällen keine Befruchtung erfolgt. Auch die Lösung dieser Frage scheint mir nicht aussichtslos, kann aber hier ebenfalls noch nicht erörtert werden.

Die Eier der Hydatina sind entweder weichschalig (Sommereier), oder hartschalig (Winter- oder Dauereier). Die weichschaligen Eier liefern männliche oder weibliche Brut und stammen vorwiegend von Weibchen, welche nicht begattet worden waren; die hartschaligen Eier dagegen nur von begatteten Weibchen. Da nicht jede Begattung von Befruchtung der Eier des betreffenden Weibchen gefolgt zu sein braucht, so entstanden die verschiedenartigsten Ansichten über die Bedeutung der Begattung. Ich kann nach meinen Beobachtungen, die weiter unten im Zusammenhang mitgetheilt werden, auf das bestimmteste behaupten,

dass die Dauereier wirklich befruchtete Eier sind, und dass die weichschaligen Eier niemals befruchtet werden. Begattung und Befruchtung sind keineswegs identisch. Bei der Begattung gelangt der männliche Same in die Leibeshöhle der weiblichen Räderthiere: bei der Befruchtung aber von dort auch ins Ei.

Somit brauchen nicht alle begatteten Hydatinaweibchen befruchtete Eier zu liefern.

Samenfäden habe ich bis jetzt nur im Innern von Dauereiern gefunden.

Jedes Thier legt nur eine Art von Eiern.

Selbstverständlich müssen Thiere, die im Stande sind, ohne voraufgehende Befruchtung entweder ausschliesslich männliche oder weibliche Brut zu erzeugen, zu Versuchen über die Differenzirung des Geschlechts ein besonders geeignetes Object abgeben.

In der That sind die Räderthiere und grade Hydatina senta vor einigen Jahren von Maupas zu derartigen Versuchen benutzt worden. Da die Versuche bis jetzt nicht wiederholt worden sind, so muss der Mittheilung meiner eignen Beobachtungen eine Besprechung der Ergebnisse Maupas voraufgeschickt werden. Es wird dabei nicht zu umgehen sein, hierbei auch einige eignen Erfahrungen vorweg zu verwerthen, um nicht genöthigt zu sein, durch die Auseinandersetzung mit Maupas den Zusammenhang in der darauf folgenden Darstellung zu unterbrechen.

In seinem ersten Aufsatze über die Fortpflanzung der Hydatina senta berichtet Maupas, dass jedes Weibchen nur eine von den drei vorkommenden Arten von Eiern lege: entweder parthenogenetisch sich entwickelnde weibliche oder parthenogenetisch sich entwickelnde männliche oder befruchtete Winter-Eier. Diese Vorausbestimmung für die Eiablage könne durch keine Variation äusserer Bedingungen abgeändert werden; ein bestimmtes Weibchen legt immer nur eine Sorte Eier.

Dadurch wird die schon Leydig und Cohn bekannte Thatsache von dem gleichartigen Gelege jedes reifen Weibchen bestätigt. Hat ein Weibchen einmal begonnen männliche Eier zu legen, so fährt es darin fort, wie ein anderes Weibchen nach dem ersten weiblichen Ei, ein drittes Weibchen nach dem ersten Dauerei auch weiterhin nur Eier derselben Art legen kann.

So oft ich auf diesen Punkt achtete, fand ich dieselben

Verhältnisse wie sie von den früheren Autoren geschildert wurden. Doch muss ich an dieser Stelle darauf hinweisen, dass es zuweilen nicht leicht ist, an der Grösse der Eier das Geschlecht mit Sicherheit zu erkennen. Wohl sind die grössten Eier immer weiblich. Da die Eier in ihrer Grösse recht bedeutend differiren, so ist es nicht allein unmöglich, das Geschlecht solcher von mittlerer Grösse zu bestimmen; man kann nicht einmal mit Sicherheit sagen, ob ein kleines Ei männlich oder weiblich sei.

Schon aus den von Plate angegebenen Maassen für männliche und weibliche Sommereier der Hydatina senta ergibt sich mit Nothwendigkeit, dass man das Geschlecht nicht in allen Fällen aus der Grösse der Eier voraussagen kann. Man nahm an, dass sich aus den grössten Eiern stets Weibchen und aus den kleinsten Männchen entwickelten. Zwischen diesen weit abstehenden Grenzen gibt es aber stufenweise Uebergänge, von denen man nicht sagen kann, was aus ihnen werden wird. Erst die ausgekrochenen Thiere oder, wenn man Gelegenheit hat, continuirlich zu beobachten, die bei Männchen schon im Embryo auftretenden zwei bis drei, im durchfallenden Licht schwarzen, hinter dem Hoden gelegenen Fleckchen lassen das Geschlecht für die mittelgrossen Eier erkennen. Ein und dasselbe Weibchen legt Eier der verschiedensten Grössen. Ist das Gelege weiblich, so kann nach Plate der Längsdurchmesser der Eier von 0,1 bis 0,14 mm schwanken. Weibchen mit männlichem Gelege haben Eier von 0,07 bis 0,11 mm längstem Durchmesser. Es ist somit sicher, dass die Erkennung des Geschlechts an den frischgelegten oder noch im Uterus befindlichen Eiern der Hydatina senta in vielen Fällen unmöglich ist. Dadurch sind aber die Bestimmungen von Maupas selbstverständlich ungenau geworden, namentlich wenn es sich um eine grosse Zahl von Thieren handelt, so dass das Gelege jedes einzelnen nur mit den grössten Anforderungen an Geduld, Geschick und Zeit sicher erkannt werden kann. Dazu wäre unbedingt erforderlich, alle zweifelhaften Exemplare gesondert auf das Geschlecht ihrer Nachkommen zu untersuchen; eine Anforderung, der ein Einzelner wegen der Schnelligkeit, mit der sich die Vorgänge abspielen, bei einer grossen Zahl von Thieren nicht leicht nachkommen kann. Die Form der Eier ist bald rund, bald oval; die Grösse bei demselben Thier ungleich. Bei verschiedenen Messungen

fanden sich für Eier, deren Embryonen nach dem Auskriechen auf ihr Geschlecht untersucht wurden, folgende Maasse.

Für weibliche Eier: Runde Form mit Durchmesser von 0,09 bis 0,12 mm. Ovale Form mit Durchmesser von 0,15 mm zu 0,1 mm und 0,135 mm zu 0,1 mm. Es gibt aber noch kleinere weibliche Eier, wie weiter unten nachgewiesen werden soll.

Für männliche Eier: Runde Form von 0,09 mm Durchmesser. Ovale Form mit Durchmesser von 0,12 zu 0,09 mm und 0,1 zu 0,09 oder 0,08 mm und schliesslich solche von 0,09 zu 0,075 mm.

Zweimal unter einer recht grossen Zahl von Eiern sind mir weibliche Eier aufgefallen, die von bohnenförmiger Gestalt waren und in der Länge 0,18 mm in der Breite aber nur 0,09 mm maassen.

Die Dauereier sind durch ihren grösseren Dotterreichthum, in Folge dessen durch dunklere Färbung bei durchfallendem und durch starken Glanz bei auffallendem Licht besonders ausgezeichnet. An Grösse übertreffen sie gewöhnlich die weiblichen Sommereier, doch kommen auch kleinere Dauereier vor.

Nach Messungen verzeichne ich hier folgende Zahlen: Längster Durchmesser 0,15 mm, kleinster 0,12 mm; aber auch ovale Eier von 0,1 mm zu 0,075 mm habe ich gelegentlich aufgefunden.

Somit würde die Grösse ein höchst unsicheres Zeichen für die Natur der Eier abgeben, wenn nicht die verfilzte äussere Schale in allen Fällen, mögen sie nun gross oder klein sein, ohne weitere histologische Untersuchung ihres Inneren die Dauereier als solche erkennen liesse. Eine Verwechslung von Dauereiern mit Sommereiern ist absolut unmöglich.

Aber die Unterscheidung des Geschlechts der Sommereier selbst ist noch schwieriger, als es nach den von Plate gegebenen Zahlen scheinen könnte.

Bei meinen Versuchen zählte ich anfangs als männliche Eier nur die kleinsten und war im Vertrauen auf die Richtigkeit der vielseitig gemachten Angaben durch eigne Nachuntersuchung einer grossen Zahl von Eiern so sicher geworden, dass in einer Reihe von Experimenten nicht erst das Auskriechen der Embryonen abgewartet wurde. Erschienen Eier in den Aquarien von 0,09: 0,075 mm Durchmesser, so wurde angenommen, dass diese Eier

männliche Brut liefern würden. Dann fiel es mir aber zwischendurch doch auf, dass trotz des Vorhandenseins von kleinen Eiern keine lebenden Männchen in dem betreffenden Aquarium auftraten, während beständig junge Weibchen auskrochen. Da die Männchen bedeutend kleiner als die Weibchen sind, und ich oft genug in Aquarien mit unzureichendem Futter gesehen hatte, wie grosse Weibchen jüngere Thiere im Schlunde festhielten, auch Eier selbst heranwirbelten und zu verschlingen suchten, so schien es das wahrscheinlichste, dass die Männchen in solchen Fällen von den erwachsenen Weibchen gefressen worden waren. Diese Erklärung konnte aber doch nicht völlig befriedigen. Der einzige Ausweg, völlige Klarheit über diesen Punkt zu erlangen, bestand in dem Versuche, aus den Aquarien mit solch' negativem Befunde die kleinsten Eier zu isoliren, und die isolirten Eier zur vollen Entwicklung zu bringen. Man wird es verstehen, dass dieser Versuch einige Schwierigkeiten bot. Er gelang aber in vielen Fällen, und es zeigte sich das überraschende Resultat, dass sich aus den vermeintlichen männlichen Eiern Weibchen entwickelten. Nun war es entschieden, weshalb sich in diesen Ausnahmefällen keine lebenden Männchen zeigen wollten. Die weiblichen Eier sind unter Umständen nicht grösser als die männlichen und vor allen Dingen sie sind gelegentlich kleiner, als man seither geglaubt hatte. Während Plate als kleinstes Maass für weibliche Eier 0,10 mm angibt, habe ich aus Eiern von 0,08 mm Durchmesser lebende Weibchen gezogen. Eine Verwechslung von Männchen mit Weibchen ist dabei völlig ausgeschlossen; die Thiere waren nur kleiner als die aus grossen Eiern auskriechenden Weibchen. Sie maassen 0,2 mm in der Länge, waren nicht so breit als ihre gleich alten grösseren Schwestern, hatten aber einen deutlichen Darmcanal mit seinen verschiedenen Abschnitten und Anhängen, ein Ovarium mit Dotterstock.

In einigen Fällen schien es auch, als wenn der oft bestätigte Satz, dass jedes geschlechtsreife Weibchen nur Eier von einer Art lege, eine Ausnahme erleiden müsse. Es zeigte sich, dass ein und dasselbe Weibchen Eier von der verschiedensten Grösse legte, sodass man nach dem früheren Stande der Kenntnisse über die Bestimmung des Geschlechts aus der Grösse der Eier mit Sicherheit hätte erwarten sollen, es würden aus dem

Gelege Männchen und Weibchen zugleich ausgebrütet werden. Dies traf aber nicht zu, denn bei keinem der isolirten Thiere ist trotz der verschiedenen Grösse der von ihm gelegten Eier das Geschlecht der auskriechenden Embryonen verschieden gewesen. In meinen Versuchsprotokollen finden sich öfters Notizen über Verschiedenheiten in der Grösse von Eiern im Uterus zweier verschiedener Weibchen, so dass ich anfangs glaubte, je ein männliche Eier legendes und ein weibliche Eier legendes Thier vor mir zu haben. Die Isolirung der Weibchen zeigte in manchen Fällen, dass beide Weibchen nur weibliche Nachkommen erzeugten. So z. B. Versuch 51^7 vom 26. Juli. Die Grösse der Eier ist selbstverständlich in den verschiedenen Stadien der Entwicklung im Uterus sehr verschieden. Kommt das Ei in die nähere Berührung mit dem Dotterstock, so wächst es bei dem allmählichen Hinabrücken ganz beträchtlich. Es wurden aber in den erwähnten Fällen niemals Eier, die noch in Contact mit dem Dotterstock waren, verglichen, sondern nur solche, die den zeitweiligen Zusammenhang mit diesem Organ schon gelöst hatten, und caudal von ihm frei im Uterus in der Nähe der Kloake lagen.

Die Entwicklung der parthenogenetischen Eier dauert, wie Maupas hervorhebt, je nach dem Grade der Umgebungstemperatur verschieden lang: bei 24° C. kaum die Hälfte der Zeit als bei 15° C.; nämlich 12 und 26 Stunden. Es gibt aber nach meinen Erfahrungen sicher noch andere Bedingungen als die Temperatur, wodurch die Entwicklung und namentlich das Auskriechen der Embryonen zeitlich verändert wird.

In einem Falle waren Eier verschiedenen Entwicklungsgrades mit zahlreichen Euglenen zum Ausbrüten aus einer Temperatur von 13° C. in eine solche von 20° bis 24° C. gebracht worden. Zwei Stunden nach Beginn des Versuches krochen 4 junge Weibchen aus; 24 Stunden später waren von den zum Versuche benutzten 46 Eiern 39 Stück in einen Klumpen von Euglenen eingebacken und im Ganzen nur 7 Weibchen aus dem Ei gekrochen. Die Euglenen hatten sich unter dem Einfluss der höheren Temperatur zusammengeballt, und so den reifen Embryonen die Sprengung der Eischale unmöglich gemacht. Nachdem sie mit Nadeln auseinandergezupft waren, krochen auch die übrigen Embryonen aus.

Bei anderen Versuchen konnte Wimperung der Embryonen in der Eischale 7 Tage lang beobachtet werden, ohne dass es zum Auskriechen der fertigen Thiere gekommen wäre. Wenn somit auch die parthenogenetischen Eier nicht wie die Dauereier eintrocknen und lange Zeit latent fortleben können, so gelang es doch die am Auskriechen gehinderten, parthenogenetisch erzeugten Embryonen entweder durch Uebertragung in ein neues Aquarium oder durch Zusatz von Wasser zum Durchbrechen der Eischale zu veranlassen. Höchstwahrscheinlich ist Sauerstoffmangel die Ursache des Zurückbleibens im Ei; wenn sich diese Vermuthung auch schwer beweisen lässt. Das Auskriechen erfolgte nämlich jedesmal, auch wenn die Wimperung schon kurze Zeit aufgehört hatte, sobald sauerstoffhaltiges Wasser zugesetzt wurde; gleichgültig, ob in dem Wasser Futter enthalten war oder nicht.

Die Stoffwechselproducte der freien Thiere scheinen das Auskriechen der Embryonen nicht zu hindern; da der jedesmalige Zusatz von Wasser zu den alten Aquarien das bis dahin verzögerte Auskriechen hervorrief.

Man kann somit die an einzelnen Eiern gefundenen Zahlen für die Dauer der Entwicklung bei verschiedenen Temperaturen nicht mehr verwerthen, sobald durch das Zusammensein mit freien Thierrn und durch den Zusatz von lebendem Futter, das selbst während des Versuches sich ändert, die Bedingungen für das Auskriechen der Embryonen verändert werden.

Weiterhin soll nach Maupas jedes jungfräuliche Weibchen der Hydatina bis zu 50 Eier legen können, gewöhnlich aber schon früher zu Grunde gehen, ehe es diese Ziffer erreicht und vielleicht 35 bis 45 Eier gelegt hat. Erfolgreich begattete Weibchen legen nie mehr als 16 Dauereier und sterben oft nach der Ablage des 10. oder 12.

Von besonderem Werthe für die Beurtheilung des Stoffwechsels der Räderthiere bei verschiedenen Temperaturen sind Maupas Angaben über die Menge der täglich von den Weibchen der Hydatina in maximo gelegten Eier. Danach soll ein Jungfernweibchen täglich

bei 24° C. 27 männliche oder 18 weibliche
bei 15° C. 18 „ „ 7 „ Eier legen können;

Bei 20°—22° C. werden 5 Dauereier von einem erfolgreich begatteten Weibchen pro Tag gelegt.

Die hier angeführten Zahlen sind zutreffend, sobald man unter günstigen Bedingungen ein einzelnes Thier beobachtet. Die Ziffern können jedoch nur als Maxima gelten; da sie nicht erreicht werden, wenn mehrere Thiere gleichzeitig zur Beobachtung kommen. Sie nähern sich mehr und mehr dem Minimum mit zunehmender Menge von Thieren auf einem gegebenen Raum. Das gilt gleichmässig für hohe und niedere Temperaturen. Bei hohen Temperaturen muss die Erscheinung aus zwei Gründen auffälliger werden. Nach den Stoffwechselversuchen an warmblütigen und kaltblütigen Thieren, wie sie namentlich aus Pflüger's Laboratorium hervorgegangen sind, ist beim Kaltblüter die Verbrennung in der Wärme energischer als in der Kälte, während es sich beim Warmblüter wegen der constanten Eigentemperatur umgekehrt verhält. Wie Maupas angibt ist die Legezahl der Rotatorienweibchen in der Wärme (24° C.) mehr als doppelt so gross als in der Kälte (15° C.). Somit muss zur Unterhaltung des eignen Stoffwechsels bei höherer Temperatur und zur Leistung der vermehrten Eiablage die Nahrung der Rotatorien eine reichlichere sein, als bei niederer Temperatur. In gleich grossen Aquarien wird in der Wärme grade bei anfangs gutem Futter viel schneller eine Uebervölkerung eintreten, als in der Kälte. Denn in der Kälte ist neben der geringeren Legeziffer auch die Entwicklungsdauer der Thiere bedeutend verlängert. Ein bei 15° C. gelegtes Ei entwickelt erst nach 69 Stunden ein wieder zum Eierlegen reifes Weibchen, während die gleiche Entwicklung in der Wärme d. h. bei 24° C. schon in 32 Stunden durchlaufen wird. Man müsste also in der Wärme den Thieren viel öfter und weit reichlichere Nahrung geben als in der Kälte, um in gleicher Weise in gleich grossen Aquarien bei anfangs gleicher Besetzung den Anforderungen an den Stoffwechsel der Thiere zu genügen. Alles dies wird sich bei einer anfänglich gleichen Zahl von Thieren in der zweiten Generation bemerklich machen.

Dazu kommt dann noch, dass das geeigneteste Futter, wie auch Maupas angibt, in Euglenen besteht. Ich habe, um den Nachtheilen zu entgehen, die diesem lebenden Futter anhaften, die verschiedenartigsten Ersatzmittel versucht; alles ohne Erfolg.

Könnte man ein den Rotatorien genehmes todtes und in seinen Mengen zu controlirendes Futter verwenden, so würden die Versuche mit grosser Leichtigkeit anzustellen sein. So gibt man oft reichliches Futter lebender Euglenen und sieht je nach dem Grade der auf den Fortgang der Versuche gerichteten Aufmerksamkeit, dass schon bald, immer aber, wenn es eintritt, zu unerwünschter Zeit Futtermangel vorhanden ist, weil die Euglenen sich abkapseln, zusammenballen und so nicht mehr von den Rotatorien verzehrt werden können. In der Wärme ist dies fast die Regel, und man kann nur aus dem Füllungsgrad des Darmes der Rotatorien und der Zahl der gelegten Eier einen Rückschluss auf den beim Versuch vorhandenen Futterzustand machen. Die Euglenen bleiben in der Kälte weit länger beweglich; die Fäulniss tritt weit später ein. Während bei hohen Temperaturen die Euglenen täglich frisch aus dem Freien verschafft werden mussten, hielten sie sich in der Kälte wohl fünf bis sechs Tage in brauchbarem Zustande. Achtet man in der Wärme auf die Schnelligkeit der Veränderungen, so wird man namentlich über die kurze Zeit erstaunt sein, in der sich Farbenveränderungen an einer frisch aus dem Freien geholten Euglenenportion vollziehen. Innerhalb weniger Minuten wechselt braun mit grün; bis nach einigen Stunden das Ganze in ein schmutziges, schmieriges Grau übergeht. Oft genug glaubte ich kein geeignetes Material erhalten zu haben. Die ganze Oberfläche sah fahl aus, bis sie nach Wasserzusatz alsbald im lebhaftesten Grün leuchtete. Die Euglenen lagen für gewöhnlich wie ein dicker Rahm auf dem Schlamm der Pfützen auf und wurden in der natürlichen Lage mit einer dünnen Schicht daruntergelegenen Schlammes mit Hülfe eines breiten dünnen Messers abgehoben. Reichlicher Wasserzusatz machte sie unbrauchbar für den Versuch; dagegen musste die Oberfläche immer feucht gehalten werden.

Bei niederen Temperaturen tritt auch in den Versuchs-Aquarien nach Zusatz von Euglenen selbst nach mehreren Tagen keine Zersetzung ein; die Thiere kommen mit weit weniger Futter aus, als in der Wärme. Bei höheren Temperaturen (über 22° C.) riechen die Aquarien schon am Tage nach dem Zusatz des ersten Euglenenfutters nach Fäulniss. Ein Zusammenballen der Euglenen in Form eines Halbmondes an einer Seite des

Randes der kleinen Aquarien ist bei höherer Temperatur fast die Regel; die Euglenen werden unbeweglich, während dies Alles bei niederer Temperatur nicht vorkommt.

Die Thiere haben bei niederer Temperatur nicht allein weniger Futter nöthig; das ihnen gereichte bleibt auch in einem aufnahmefähigen Zustand. Ueberdies kann man in ein Aquarium nicht mehr als eine gewisse Quantität Euglenen zusetzen, da man bei den Versuchen doch jedes Thier und jedes Ei zum Zweck der Zählung sehen muss, und die in mehrfacher Schicht liegenden Euglenen Alles verdecken. Oft kann man in durchfallendem Licht nicht mehr zählen, wo man bei auffallendem Licht noch zum Ziele kommt.

In vielen Fällen mit Erfolg zu verwerthen sind die Beobachtungen von Maupas über das Eintreten der Geschlechtsreife nach dem Auskriechen der Weibchen aus dem Ei. Bei 15° C. kann ein junges Weibchen erst nach 43 Stunden, bei 25° C. schon nach 20 Stunden sein erstes Ei legen. Durch[1]) mangelhaftes Futter wird in allen Fällen die Entwicklung verzögert. Die Reife tritt erst später ein. Bei wirklichem Hunger steht die Entwicklung still und endet bei ausgekrochenen Thieren im Gegensatz zu den in der Eischale verbliebenen bald mit Tod.

Mit Bezug auf die Wirksamkeit der Begattung ermittelte Maupas, dass sie unbedingt nach der Geburt der Weibchen oder höchstens sechs bis acht Stunden später erfolgen müsse.

Die Lebensdauer der Jungfernweibchen bestimmte Maupas im günstigsten Falle bei 18° C. auf 13 Tage. Vier Tage vor seinem Tode hatte das Thier sein fünfzigstes und letztes Ei gelegt. Ein erfolgreich begattetes Weibchen lebte bei 18°—20° C. nur 7 bis 8 Tage.

Auch hieraus geht hervor, dass Maupas Zahlen des täglichen Geleges nur Maxima sein können. Uebrigens müssen immerhin noch Eier auch im günstigsten Falle im Ovarium zu Grunde gehen, da man an geeigneten Schnitten durch legereife Weibchen mehr als 50 Eianlagen im Eierstock auffindet.

Schon Cohn hatte die Vermuthung ausgesprochen, die sogenannten Wintereier möchten befruchtete Eier sein. Hierzu macht Maupas Versuche, die nach seiner Meinung beweisend sind. Man wird aber nach genauer Prüfung der Angaben, unter wel-

1) Eigene Beobachtung.

chen Bedingungen die Versuche angestellt wurden, Maupas hierin nicht beipflichten können.

Zu bemerken ist, dass der erste Versuch aus einer Zeit stammt, wo Maupas selbst über die Beeinflussung des Geschlechts bei den Hydatinen noch keine Beobachtung angestellt hatte. Auch der zweite Versuch fällt vor diese Zeit und kann ebenfalls nicht als beweisend gelten.

Im ersten Versuch legten 796 Weibchen, die von ihrer Geburt an nicht in Berührung mit Männchen gekommen waren, nur parthenogenetische männliche oder weibliche Eier. 172 andere Weibchen, denen zur rechten Zeit Männchen zugesellt wurden, bildeten zwei Gruppen: 84 legten Dauereier, 88 legten männliche oder weibliche weichschalige Eier.

In der zweiten Mittheilung berichtet Maupas über einen Versuch mit 822 jungen Hydatinenweibchen zur Controle und Ergänzung der anfänglichen Ergebnisse. Von diesen 822 Weibchen begatteten sich unter den Augen des Beobachters, ohne dass er sie einen Augenblick aus dem Gesicht verloren hätte, 342. 252 dieser 342 Weibchen legten Dauereier; die neunzig übrigen Weibchen weibliche weichschalige Eier. Das Verhältniss ist wie 74 : 26.

Den Rest der 822 Hydatinenweibchen, also 480 Stück, liess Maupas isolirt ohne Berührung mit Männchen aufwachsen. Davon legten 361 Stück männliche und 119 Stück weibliche weichschalige Eier. Da hier das Verhältniss der beiden Gruppen 75 : 25 ist, so macht Maupas den Schluss, dass nur die sonst parthenogenetisch zu Männchen sich entwickelnden Eier der Befruchtung fähig sind und durch die Befruchtung zu Dauereiern werden.

Da Maupas nun zu jener Zeit nicht die Bedingungen kannte, unter denen Männchen auftreten, so ist es sicher nicht mehr als Zufall, der ihm die übereinstimmenden Zahlen in die Hände spielte. Ausserdem geht auch aus den sogleich noch zu untersuchenden Zahlen hervor, dass selbst unter anscheinend gleichen Bedingungen eine solche Uebereinstimmung zu den grössten Seltenheiten gehört. Auch die Verschiedenheit der Ergebnisse des ersten und zweiten Versuches, die Maupas wohl hervorhebt aber nicht aufklärt, spricht gegen ihre Beweiskraft.

Denn in dem ersten Versuche waren unter den begatteten

Weibchen neben weibliche Eier legenden Thieren auch männliche Eier legende ausser den Dauereier liefernden aufgetreten. Da Maupas die Zeit, wann eine Begattung von Erfolg für die Befruchtung der Eier sein kann, wohl kennt, so braucht der Mangel der Befruchtung nicht die Ursache zu sein, weshalb in diesem Versuche aus den parthenogenetisch sich zu Männchen entwickelnden Eiern keine Dauereier geworden sind. Die Vorstellung von Maupas, dass nur männliche Eier befruchtungsfähig seien und dann Dauereier bildeten, hat den Vorzug der Wahrscheinlichkeit; bewiesen ist sie indess noch nicht.

Ueberdies habe ich in recht vielen Fällen Weibchen und Männchen zugleich in demselben Aquarium aus Eiern aufgezogen, ohne dass auch nur ein einziges Weibchen Dauereier gebildet hätte. Es gehören also eigenartige Bedingungen dazu, dass nach erfolgter Begattung wirklich Dauereier gebildet werden.

Die Frage, ob aus befruchteten männlichen Eiern Dauereier entstehen, muss demgemäss vorläufig noch als eine offene betrachtet werden. Dagegen kann ich nach meinen Beobachtungen schon hier mittheilen, dass die Dauereier wirklich befruchtet sind. Ich habe bei der mikroskopischen Untersuchung feinerer Schnitte in Dauereiern den Samenfaden gefunden und in weiter entwickelten Stadien neben dem zur Richtungsspindel umgewandelten Eikern auch den aus dem Samenfaden restituirten Samenkern. Diese Beobachtungen sind deshalb sicher, weil die mikrotomirten Weibchen während des Lebens untersucht worden waren und ganz sicher Dauereier gelegt hatten und noch enthielten. Ergänzt werden sie durch die Beobachtung, dass in parthenogenetischen Eiern der verschiedensten Stadien kein Samenfaden oder Samenkern gefunden wurde.

Es erübrigt noch die Analyse der bedeutsamsten dritten Mittheilung Maupas. Ihm schien es durch seine Versuche bewiesen zu sein, dass der geschlechtliche Zustand jedes erwachsenen Weibchen schon zu der Zeit die bestimmte, unabänderliche Richtung annehme, wenn das Ei, aus dem das Weibchen hervorgeht, sich im Ovarium des Mutterthieres differenzirt. Man muss sich erinnern, dass durch zahlreiche Beobachtungen nachgewiesen ist, wie jedes Weibchen nur Eier einerlei Art legt, und nach Maupas Hypothese die Dauereier aus befruchteten männlichen Eiern hervorgehen.

Es liegt somit in der That ein von dem Verhalten bei vielen anderen Thieren abweichendes Geschehen vor. Aus den Eizellen eines Wirbelthieres entwickeln sich Nachkommen beiderlei Geschlechts. Aus dem Ovarium eines Räderthieres gehen entweder nur Männchen oder nur Weibchen hervor. Die Differenzirung muss demgemäss bei den Räderthieren in eine frühere Zeit fallen.

Nach Maupas würde das Geschlecht der Enkel im Ovarium der Grossmutter vorausbestimmt.

Diese Vorstellung kleidet Maupas in die Sätze[1]):

„C'est bien au moment où chaque oeuf se différencie dans l'ovaire, en commençant son développement, que l'état de pondeuse d'oeufs femelles ou de pondeuse d'oeufs mâles apparait et se fixe d'une façon définitive. Ce moment passé, il n'est plus d'agent ou d'influence d'aucune sorte qui puissent modifier l'état sexuel, revetû par l'oeuf, et auquel l'embryon qui va se développer et le jeune qui en sortira sont irrévocablement condamnés. Ni la nourriture, ni le temps, ni la lumière, ni la température elle même, rien n'y fera plus."

Den mächtigen Regulator des Geschlechtes findet Maupas in der Temperatur. „L'abaisse-t-on, les jeunes oeufs qui vont se former revêtent l'état de pondeuses d'oeufs femelles; l'élève-t-on, au contraire, c'est l'état de pondeuses d'oeufs mâles qui se développe"[1]).

Als Stütze seiner Theorie theilt Maupas drei Versuche mit, von denen jeder in zwei oder mehrere Unterabtheilungen zerfällt.

Im ersten Versuch

legen fünf vor der Geschlechtsreife isolirte Weibchen bei einer Temperatur von 26° bis 28° C. bis zu ihrem Tode 104 Eier, die beim Ausbrüten Weibchen liefern, von denen 97% Männchen und 3% Weibchen zu Nachkommen haben. Fünf gleichaltrige Weibchen aus derselben Cultur legen dagegen bei einer Temperatur von 14° bis 15° C. bis zu ihrem Tode 260 Eier. Von den aus den Eiern auskriechenden Weibchen legen bei weiterer Aufzucht 5% männliche und 95% weibliche Eier, so dass das Geschlechtsverhältniss der Enkel jener in der Wärme und dieser in

1) Comptes rendus, 14 septembre 1891.

der Kälte zu Anfang des Versuches benutzten fünf Weibchen sich genau umkehrt. Die in der Wärme gehaltenen 5 Weibchen haben 97% männliche und 3% weibliche, die in der Kälte gehaltenen nur 5% männliche, aber 95% weibliche Enkel.

Das Resultat ist so auffallend, dass es geradezu zu einer Prüfung der Frage herausfordert, ob es denn ausschliesslich den angewandten Temperaturen zu verdanken sei. Lassen wir dabei auch ausser Acht, dass die Erkennung des Geschlechts erst am ausgekrochenen Thier sicher ist, da Maupas nicht angibt, ob er seine Zahlen an den Enkeleiern oder den ausgekrochenen Thieren gewonnen hat, so ergibt sich immerhin das Folgende:

Fünf Weibchen können bei 26° bis 28° C. pro Tag 5.18=90 Eier legen und im Ganzen nach Maupas eignen Angaben 5.50 =250 Eier. Diese Thiere lebten somit nicht unter günstigen Bedingungen, da sie im Ganzen nur 104 Eier gelegt haben. Jedenfalls ist das Maximum von Eiern, 50 Stück pro Kopf, nicht erreicht.

Waren die Weibchen gut gefüttert, so lebten sie nach Beginn des Versuches kaum 2 Tage; da bei hoher Temperatur ein Hydatinaweibchen schon 20 Stunden nach dem Ausschlüpfen sein erstes Ei legt. Lebten sie länger, so können sie nicht die für hohe Temperatur ermittelte Tageszahl von Eiern gelegt haben. Die Zahl der gelegten Eier ist aber ein Ausdruck für den besseren oder schlechteren Ernährungszustand. Da Maupas keine Angaben über die Lebensdauer macht, so können die Thiere schlecht gefüttert gewesen sein; jedenfalls aber haben sie unter ungünstigen Bedingungen gelebt. Daraus ergibt sich, dass die hohe Zahl von Männchen in der Enkelgeneration nicht ausschliesslich und in letzter Linie dem Einfluss der hohen Temperatur, bei der die Eier für die Tochtergeneration gelegt wurden, zuzuschreiben sei. Dazu kommt aber noch eine andere Ueberlegung. Maupas hält es für so sicher, dass das Geschlecht der Enkel schon im Ovarium der Grossmutter bestimmt wird, dass er über die Bedingungen, unter denen die zweite Generation bei seinem Versuche lebte, gar keine Angaben macht. Man weiss also nicht, bei welcher Temperatur diese Generation auf- und fortgezüchtet wurde, ob alle 104 Thiere in demselben oder in verschiedenen Aquarien zur Entwicklung kamen. Diese Angaben wären unbedingt erforderlich zum Beweis gewesen, wenn Maupas auch versichert, dass, sobald das Geschlecht des Enkels

einmal in dem grossmütterlichen Ovarium, unter dem Einfluss der Temperatur bestimmt ist, kein Mittel im Stande sei, das Geschlecht zu ändern; weder Nahrung, noch Zeit, noch Licht, noch Temperatur irgend einen Einfluss mehr gewinne.

Aus den Maupas'schen Zahlen geht aber auch hervor, was das Wichtigste ist, dass die 5 anderen in der Temperatur von 15° C. aufgezogenen Weibchen, abgesehen von dem Unterschied der Temperatur, noch anderen ungleichen Bedingungen ausgesetzt gewesen sind, als die in der Wärme bei 26° bis 28° C. gezüchteten Weibchen.

Die bei 15° C. aufgezogenen fünf Hydatinen legten bis zu ihrem Tode 260 Eier; sie haben somit das von Maupas in seiner ersten Mittheilung angegebene Maximum von 50 Eiern pro Kopf noch übertroffen. Die ganze Zahl von 260 Eiern kann aber bei 15° C. von fünf Weibchen im günstigsten Falle nur im Laufe von 7 bis 8 Tagen producirt werden; da jedes Weibchen in 24 Stunden bei 15° C. 7 weibliche Eier zu legen im Stande ist. Somit haben diese Weibchen mindestens 9 bis 10 Tage gelebt, da sie erst 43 Stunden nach dem Auskriechen das erste Ei gelegt haben können (s. Maupas 1. Mitth. vom 11. Aug. 1890). Auch hier gibt Maupas die Lebensdauer nicht an; die Bestimmung des Minimums der Lebensdauer ist aber sicherer als bei dem Wärmeversuch. Jedenfalls ist aber öfter Gelegenheit vorhanden gewesen, den Thieren neues Futter zu reichen, als im Wärmeversuch.

Da nun die Weibchen des Wärmeversuchs nicht einmal die Hälfte der bis zu ihrem Tode zu erwartenden Eier gelegt haben, die des Kälteversuchs das Maximum sogar noch übertreffen, so ist es sicher, dass die bei 15° C. gehaltenen Hydatinen unter weit günstigeren Bedingungen gelebt haben, als die bei 26° bis 28° C. aufgezogenen. Der Beweis, dass der vorhandene Temperaturunterschied das Resultat bedinge, ist nicht erbracht; da die übrigen Lebensbedingungen der Thiere nachweislich ebenfalls sehr verschieden waren.

Zum zweiten Versuch.

Fünf jungfräuliche Hydatinenweibchen legen ihre ersten 110 Eier bei 14° bis 15° C., wozu sie im günstigsten Falle $\left(\frac{110}{5.7} = 3\right)$ ungefähr drei Tage bedürfen. Nachdem Maupas

dieselben Exemplare in die Wärme gebracht hat (26° bis 28° C.), legen sie bis zu ihrem Tode noch 118 Eier. Dazu gebrauchen die Thiere aber $\left(\frac{118}{5.18}=1{,}3\right)$ ungefähr 32 Stunden im günstigsten Falle. Wie lange sie in der That gelebt haben, ist aus den Angaben nicht zu ersehen; da aber in beiden Versuchen die Zahl der gelegten Eier ungefähr gleich gross ist, so lässt sich hier nicht nachweisen, wie weit die übrigen Lebensbedingungen ausser der Temperatur anfänglich verschieden gewesen sind.

Auch in diesem zweiten Versuche kehrt sich das Geschlechtsverhältniss mit der Temperatur um; bei 15° C. entstanden 24% bei 26° C. 81% männliche und entsprechend 76% und 19% weibliche Enkel.

Wie weit die Lebensbedingungen der zweiten Generation verschieden sein mussten, soll erst später untersucht werden; da es hier lediglich darauf ankommt, nach Maupas eignen Angaben die Beweisfähigkeit seiner Versuche zu ermitteln. Es ist aber so viel gewiss, dass bei dem schnellen Entwicklungsgang in der Wärme und bei dem grösseren Stoffwechsel des einzelnen Thieres die Ernährung in der Wärme an Raum und Futterzusatz höhere Ansprüche stellt als in der Kälte.

Zum dritten Versuch.

Bei einem dritten Versuche liess Maupas sechs junge Hydatinen zuerst in der Kälte 34 Eier, dann in der Wärme 44 Eier und darauf bis zu ihrem Tode abwechselnd in Kälte 37, in Wärme 32, in Kälte 39, in Wärme 34 und in Kälte die letzten 50 Eier legen. Dieser Versuch unterscheidet sich mit Bezug auf seine Anordnung von den vorhergehenden darin, dass jedesmal nur wenig Eier in demselben Aquarium lagen. In allen vorhergehenden Experimenten waren mehr als 100 Eier gleichzeitig in demselben Aquarium ausgebrütet worden, hier nur 30 bis 50 Eier. Die Geschlechtsverhältnisse gestalteten sich derart, dass der Reihe nach in der Enkelgeneration von 12%, 95%, 67%, 100%, 95%, 88% und 17% Weibchen der zweiten Generation Männchen erzeugt worden waren. Da Anfangs- und Endgelege aus der Kälte stammen (bei 14° C.) so könnte man die hier gewonnenen Zahlen 12% und 17% (pondeuses mâles) im Sinne Maupas verwerthen: denn nach ihm sollen ja in der

Kälte nur wenig Männchen in dritter Generation auftreten. Die zwischen Anfang und Ende der Brutperiode gelegten Eier folgen aber diesem Gesetze nicht. Obwohl die Eier in kleinen Portionen von je 30 bis 50 Stück abwechselnd bei niederer und hoher Temperatur (14° C. und 28° C.) gelegt worden waren, erschienen in dritter Generation vorwiegend Männchen. Es legten nämlich nach Maupas von den Weibchen der zweiten Generation 95%, 67%, 100%, 95% und 88% männliche Eier (étaient de pondeuses mâles), unbekümmert um die Temperatur.

Es ist nicht möglich aus den hier wiedergegebenen Maupas'schen Daten den dritten Versuch zu erklären. Da aber die Resultate nicht das beweisen, was sie beweisen sollen, so müssen ausser der Temperatur noch andere Factoren gewirkt haben, die vom Experimentator nicht berücksichtigt worden sind.

Meine Erfahrungen über die Erzeugung des Geschlechts bei Polypen standen mit den Maupas'schen Schlüssen ebenfalls nicht in Einklang, und ich war begierig, mich an der Lösung des Problems bei den Räderthieren zu betheiligen. Lange Zeit konnte ich keiner Hydatina habhaft werden, bis ich im Frühjahre 1896 die ersten Exemplare erhielt.

Die ersten mit Hydatina senta angestellten Versuche ergaben die verschiedensten Resultate.

1—3) Eine am 23. April 1896 im Freien gesammelte Portion wurde mit dem nöthigen Futter und Wasser in einer grossen Glasschale von 2 Liter Inhalt im ungeheizten Zimmer aufgestellt. Bei der Untersuchung am 30. April fanden sich Hydatinen in diesem Aquarium. Ein an diesem Tage isolirtes junges Weibchen, das bis dahin noch keine reifen Eier gebildet hatte, legte vom 2. Mai ab im ungeheizten Zimmer kleine Eier, aus denen Männchen sich entwickelten. Ein zweites am 3. Mai aus dem grossen Aquarium isolirtes, gleich junges Weibchen legte im geheizten Zimmer bei 18° bis 19° C. grosse weibliche Eier; ein drittes am 3. Mai isolirtes und ebenfalls noch unentwickeltes Weibchen legte bei 10° C. Dauereier.

Vom 3. Mai an wurde auch die Hydatinen-Colonie in der grossen Glasschale controlirt. Bis zum 9. Mai stand die Schale im ungeheizten Zimmer, dann aber im Keller, dessen Temperatur zwischen 10° und 11,5° C. schwankte. Schon am 3. Mai wurden Männchen gefunden; sie blieben auch weiterhin vorhan-

den. Neben grossen und kleinen weichschaligen Eiern traten später hartschalige Dauereier auf. Die Zahl der Weibchen ging vom 18. Mai an auffallend zurück; am 26. Mai war keine lebende Hydatina mehr in dem vorher reich bevölkerten Aquarium vorhanden. Das Futter war gänzlich verschwunden.

Die Ergebnisse dieser Versuche stimmen nicht gut zu den von Maupas erhaltenen.

Ein junges Weibchen legte, ohne dass die Temperatur erhöht worden wäre, männliche Eier; ein anderes Weibchen trotz erhöhter Temperatur weibliche Eier und ein drittes trotz erheblicher Senkung der Temperatur Dauereier. Es war zwar wahrscheinlich, dass bei dem dritten Weibchen eine Begattung stattgefunden hatte, da in der grossen Glasschale am 3. Mai schon viele Männchen vorhanden waren, als das junge Weibchen herausgenommen wurde. Aber es wäre doch nach der von Maupas aufgestellten Meinung wahrscheinlicher gewesen, dass alle drei Weibchen weibliche Eier gelegt hätten.

Man kann zwar aus diesen drei eben mitgetheilten Versuchen wegen der geringen Zahl von Versuchsthieren keinen beweisenden Schluss ziehen. Es fragt sich aber doch, ob nicht auch eine zu grosse Zahl von Thieren das Resultat beeinflussen könne. Dieser Gedanke drängt sich auf, sobald man die Verschiedenheit der Resultate Maupas vergleicht, wenn anfänglich wenige (5—6) junge Weibchen oder gleich 30 und mehr weibliche Eier zum Versuch benutzt wurden. Die wenigen Weibchen legten nur weibliche Eier. Aus der um mindestens sechsmal grösseren Zahl von Eiern krochen Weibchen aus, von denen jedesmal ein gewisser Bruchtheil männliche Eier legte.

Offenbar ist es aber willkürlich von einer ersten oder zweiten Generation zu reden, sobald man eben ausgekrochene Weibchen oder weibliche Eier zum Versuch benutzt, ohne dass die Bedingungen, denen ein gewisser Einfluss zugeschrieben wird, geändert würden. Das gilt aber für den Versuch, wo Maupas aus der grossen Cultur (culture générale) ohne die Temperatur zu ändern 5 junge Weibchen isolirte.

Ob die Zahl der Thiere für das Resultat von Bedeutung sei, lässt sich leicht prüfen. Man brauchte nur zu gleicher Zeit und unter gleichen Bedingungen einmal eine Anzahl von Thieren in der von Maupas zu den Versuchen mit Eiern gewählten

Breite in ein einziges Aquarium einzusetzen und eine gleiche Anzahl auf viele Einzelaquarien zu vertheilen.

Leider hat Maupas für seine so ungemein wichtigen Untersuchungen die abgekürzte Form einer Mittheilung in den Comptes rendus gewählt. Es lässt sich nicht controliren, bei welcher Temperatur, bei welchem Futterzustande die zweite Generation sich aus den gelegten Eiern entwickelte und wieder zu legereifen Weibchen ausbildete.

Es gibt aber auch nur eine einzige Angabe darüber, in welcher Weise Maupas das Geschlecht der dritten Generation bestimmte. In der zweiten Mittheilung vom 6. October 1890 findet sich die Notiz: „Je les ai suivies jusqu'à la ponte de leurs premiers oeufs." Ob nun die entscheidenden Versuche in ähnlicher Form durchgeführt sind, lässt sich nicht ausfindig machen. Die gewonnenen Resultate sind aber nach den oben gegebenen Zahlen für die Grössenverhältnisse weiblicher und männlicher Eier durchaus unzuverlässig, wenn nicht die aus den Eiern kriechenden Embryonen selbst beobachtet worden sind.

Es muss auch auffällig erscheinen, dass bei den Versuchen Maupas in vier Fällen je 5 oder 6 junge Weibchen wieder weibliche Eier legten, trotzdem sie einer Cultur entnommen waren, die bei 26° bis 28° C. gehalten, 85 bis 95 % männliche Eier legende Weibchen aufwies. Man hätte erwarten sollen, dass unter den 21 jungen theils in der Kälte, theils in der Wärme legereif gewordenen Weibchen mindestens 18 Stück Weibchen mit männlicher Nachkommenschaft sich gefunden hätten. Aber auch diese Frage lässt sich aus den vorliegenden Angaben Maupas nicht lösen; da nicht gesagt wird, ob diejenigen Weibchen vom Versuche ausgeschlossen wurden, die zur Zeit, wo sie legereif wurden, anfingen männliche Eier zu legen. Das würde aber von vornherein die Beweiskraft der Versuche Maupas herabdrücken und den Zeitpunkt für die Bestimmung des Geschlechtes künstlich zurückdatiren. Denn es war bekannt, wie oben auseinandergesetzt wurde, dass das Gelege wirklich legereifer Weibchen nicht mehr verändert werden kann. Ebensowenig wie ein Weibchen höherer Thiere auf einmal anfängt, aus den Anlagen seines Eierstocks Samenfäden zu bilden, ebensowenig können in einem weiblichen Rotator die nach dem ersten weiblichen Ei gelegten Eier sich zu etwas Anderem als zu Weib-

chen entwickeln, ohne dass damit etwas über das Geschlecht der folgenden Generation bei Wirbelthieren vorherbestimmt ist und bei Rotatorien vorherbestimmt zu sein braucht. Es wäre also denkbar, dass der Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung bei Hydatina sich gegen den von Maupas angenommenen verschöbe.

Um dies nachzuweisen müssten nur die von einer bestimmten Generation gelegten weiblichen Eier und die aus den Eiern auskriechenden, jungen Weibchen unter andere Bedingungen gebracht werden, als zu Anfang des Versuchs bestanden. Damit würde vielleicht der auffällige Ausnahmezustand der Rotatorien gegenüber allem sonst über die Fortpflanzung der Thiere Bekannten wegfallen. Man wäre nicht genöthigt anzunehmen, das Geschlecht zweier Generationen werde gleichzeitig im Voraus bestimmt. Man könnte vielmehr erwarten, die bei Hydatina senta von Maupas in den beiden ersten Versuchen zweifellos nachgewiesene Einwirkung äusserer Einflüsse auf die Entstehung des Geschlechts auch bei anderen Thieren im Princip wiederzufinden und zu verwerthen. Dazu müsste aber gleichzeitig nachgewiesen werden, dass die von Maupas als Ursache angesprochene Temperaturschwankung einen Zustand äusserer Bedingungen herbeiführe, der auch bei anderen Organismen durch seine Veränderung zu wirken im Stande sei. Jedenfalls würden Temperatureinflüsse bei Warmblütern in Bezug auf den Stoffwechsel nicht gleichsinnig mit denen der Kaltblüter beantwortet werden.

Es gibt noch einen anderen Grund für die Annahme, dass die Temperatur nicht die letzte Ursache der Geschlechtsentwicklung sei.

Man bezeichnete früher die weichschaligen Eier als Sommereier, die hartschaligen Eier als Wintereier; bis man erkannte, dass die hartschaligen Eier auch im Sommer gefunden werden.

Somit müssen den frühesten Beobachtern durch gewisse von der Temperatur unabhängige Einflüsse die Dauereier während des Sommers nicht zugängig gewesen sein.

Findet man aber im Herbst und Frühjahr zahlreiche Dauereier, so kann wiederum der Einfluss der höheren Temperatur nicht allein maassgebend für ihre Entstehung sein.

Die Versuche von Maupas würden die hartschaligen Eier

grade vorwiegend im Sommer erwarten lassen. Schon diese Nebeneinanderstellung der jedesmal aus den Beobachtungen einer grossen Zahl von Fällen abgeleiteten Schlüsse lässt ohne Weiteres erkennen, dass die Temperatur die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta höchstens beeinflussen, aber nicht direkt verursachen kann. Sonst müsste Cohn ebenso wie Maupas im Sommer und nicht im April und Herbst die Dauereier am häufigsten gefunden haben. Cohn gibt aber besonders an, dass er im Juli auch „noch einzelne Exemplare" gefunden habe (l. c. pag. 459).

Wenn die Temperatur wirklich, wie Maupas annimmt, das Geschlecht der Enkelgeneration bestimmte, so müsste es gleichgültig sein, ob man ein, oder fünf, oder zehn, oder mehr Weibchen zu Anfang des Versuches in ein neues Aquarium isolirte; es müsste auch für den Erfolg ohne ausschlaggebende Wirkung sein, ob man die eben auskriechenden Weibchen hungern liesse oder sie gut fütterte; ob man die bei einer bestimmten Temperatur von der ersten Generation gelegten Eier bei einer anderen weit abweichenden Temperatur ausbrütete und weiter züchtete. Der Procentsatz von männlichen und weiblichen Enkeln müsste stets derselbe bleiben, wenn das Geschlecht schon in den Ovarien der Grossmütter unabänderlich vorausbestimmt wäre.

Die Versuche.

Die Versuche wurden zum grössten Theil in Miniaturaquarien, auf Objectträgern mit centraler Vertiefung angestellt. Die Mulde der benutzten Objectträger hatte 2 cm Durchmesser und fasste etwa 0,25 ccm. Gelegentlich wurden auch flache Glasschalen mit 10 ccm Inhalt verwandt. Vor Verdunstung schützte die Unterbringung der kleinen Aquarien in grösseren Glaskasten von 14:9:5 cm lichter Weite. Die Wände der Kasten wurden mit Wasser benetzt, die 1 cm überstehenden Deckel mit Vaselinerand luftdicht verschlossen. Zur Erzeugung constanter niederer Temperatur wurde fliessendes Wasser der Wasserleitung in einem Kellerraum benutzt. Die Temperaturen wurden täglich mit einem Maximum-Minimumthermometer bestimmt.

Zählungen wurden unter der Lupe gemacht und bei der

Vergrösserung a, Oc. II. von Zeiss controlirt. Messungen sind bei Zeiss A, Oc. II. ausgeführt.

Lebend sind die Hydatinen nur in kleineren Colonien zu zählen. Soll daher der Versuch weiter gehen, so muss man sich bei grösseren Zahlen (über 40) mit Schätzungen begnügen. Wo daher in den Versuchen keine Zahlen angegeben sind, ist die Auszählung wegen der zu grossen Menge von Thieren unterblieben. In einigen Fällen ist der Versuch durch Abtödten der Thiere in Formalin oder Osmiumsäure oder Sublimat beendigt, und die ermittelte Zahl der abgetödteten Thiere angegeben worden.

Entfernt und eingesetzt wurden die Hydatinen und ihre Eier mit Hülfe kleiner Pipetten. Die Fütterung geschah in der Art, dass die von dem grünen Euglenenrahm mit dem Rücken eines platten Schäufelchen abgestrichenen Euglenen mit einer feinen Lanzette in das Wasser übertragen wurden. Alle diese Manipulationen wurden unter der Lupe ausgeführt; um nach Möglichkeit etwaige unbeabsichtigte Entfernung von Thieren oder Eiern aus dem Aquarium erkennen zu können.

In den Versuchsräumen standen grosse Aquarien mit kräftigem Pflanzenwuchs und sauerstoffreichem Wasser, um stets ohne starke Temperaturschwankungen neue Versuche in Gang setzen und etwa verdunstetes Wasser in den schon benutzten Versuchsaquarien ergänzen zu können. Die grossen Aquarien enthielten keine Rotatorien. Das zu den Versuchen benutzte Wasser war stets klar, durchsichtig und frei von Thieren.

Bei der Aufzucht weiblicher Hydatinen aus Sommereiern ist es vortheilhafter die Nahrung nicht gleich, sondern erst nach dem Auskriechen der Embryonen zuzusetzen. Bei höherer Temperatur kommt es häufig vor, dass die Euglenen zu dicken Klumpen zusammenbacken und Eier einschliessen. Die eingeschlossenen Eier bleiben dann tagelang liegen, ohne dass die Embryonen zum Auskriechen gelangen. Nimmt man dagegen sauerstoffhaltiges Wasser und legt einige Fadenalgen hinein, die als weitere Sauerstoffquelle dienen, so kriechen alle Embryonen aus und können von nun an leicht gefüttert werden.

Aus Dauereiern kann man überhaupt auf keine andere Weise Weibchen zum Auskriechen bringen; da in den kleinen Aquarien die Euglenen sich nicht so lange halten, als die Zeit bis zum Auskriechen der Embryonen beträgt.

Die Hydatinen sterben in den einzelnen Aquarien durch Uebervölkerung allmählich aus; sie können aber bei gutem Futter durch Uebertragung passender, nicht grosser Mengen ausgekrochener Weibchen oder weiblicher Sommereier in immer neue Aquarien beliebig lange fortgezüchtet werden. Auf diese Weise wurde Material von Mai bis Mitte August gewonnen. Die im September und Oktober angestellten Versuche sind an der parthenogenetisch erzeugten Nachkommenschaft von Weibchen angestellt, die aus den im Sommer gesammelten Dauereiern ausgekrochen waren.

Vor der Mittheilung der eigentlichen Versuche über die Erzeugung des Geschlechts müssen einige andere über die Gleichartigkeit des Geleges eines und desselben Weibchens, über das Geschlecht und die Grösse und die Zahl der gelegten Eier voraufgeschickt werden. (W. = Weibchen, M. = Männchen, w. = weiblich, m. = männlich.)

Nro. 4.

1. Juli, 11 h 40, W. mit m. Ei, 0,6 mm lang, mit Futterzusatz. (Das W. ist also jünger als die aus demselben Aquarium stammenden in Versuch 39 und 40.)
2. Juli, 11 h, 18° C. W. mit m. Ei. Bis 11 h, also in 24 Stunden, 14 m. Eier; davon sind schon 3 M. ausgekrochen. Das alte Futter liegt fest, so dass das W. die Euglenen nicht heran wirbeln kann. Neues Futter zugesetzt.
3. Juli, 18° C. Das W. mit 2 kleinen Eiern. 3 freie kleine Eier. 11 M. Futter gut. Futter zugesetzt.
4. Juli, 18° C. Das W. todt. Ein Ei. Lebende M.
5. Juli, 18—20° C. Noch 4 lebende M. im Präparat.

Das zum Versuch benutzte W. hatte vom 30. Juni auf den 1. Juli sein erstes Ei gelegt und hatte am 1. Juli eine Länge von 0,6 mm, eine grösste Breite von 0,22 mm. Sein Gelege war rein männlich.

Nro. 5.

2. Juli, 18° C. Ein altes W. mit 2 kleinen Eiern. Futter zugesetzt.
3. Juli, 8 h Morg., 18° C. Das W. mit m. Ei, 11 Eier von 0,1 : 0,09 mm Durchmesser. Darm des W. gefüllt. In manchen Eiern sind die beiden schwarzen Punkte sichtbar.
4. Juli, 18° C. Das W. ohne Ei, kein Ei frei, wohl freie lebende M. Futter zugesetzt 11 h 30 Vormittags.
5. Juli, 18—20° C. Das W. ist abgestorben; ebenso alle M.

Das Gelege des Weibchen war somit rein männlich.

Nro. 6.

4. Juli, 8 h — 1 W. mit Ei mit gutem Futter. (Das Weibchen war zwischen 2. u. 3. Juli ausgekrochen.

4. Juli, 11 h 35, 18° C. 1 W. mit Ei. 1 freies Ei von 0,09 : 0,08 mm Durchmesser. 1 freies Ei von 0,1 : 0,08 mm Durchmesser. Futter zugesetzt.

5. Juli, constant, 19° über Nacht. Morgens 10 h Vormittags. 1 W. mit m. Ei, 6 M., 10 m. Eier von 0,11 : 0,08 mm Durchmesser; noch gutes Futter. Das Weibchen hat also in 24 Stunden 16 m. Eier gelegt.

5 h Nachm. 20° C. 1 W. mit Ei, 8 M., 11 kleine Eier. Gutes Futter zugesetzt.

6. Juli, 9 h 40 Morg., 19° C. Das W. 0,8 mm lang mit 2 deutlichen kleinen Eiern; 6 Eier von 0,11 : 0,08 mm Durchmesser, viele M. Gutes Futter zugesetzt.

7. Juli — W. am Verenden; M., aber keine Eier im Präparat. Es sind nur M. und kein einziges W. aus den gelegten Eiern ausgekrochen.

Nro. 7.

2. Juli, 18° C. 1 altes W. mit 4 kleinen Eiern. Futter zugesetzt.

3. Juli, 8 h Morg., 18°. C. Das alte W. ohne Ei. 2 ausgekrochene M. 1 Ei von 0,1 : 0,09 mm Durchmesser; Thier bewegt sich im Ei, schwarze Punkte in demselben sichtbar.

4. Juli, 8 h Morg., 18° C. Das alte W. ohne Ei. 4 ausgekrochene M. 11 h 30 Futter zugesetzt, um die Lebensdauer des W. zu bestimmen, nachdem das letzte Ei gelegt.

5. Juli, 18–20° C. Das W. abgestorben. Kein M. mehr am Leben. Futter reichlich im Präparat. Im W. dunkle Körnchen in der Leibeshöhle.

Nro. 8.

Lebensdauer der Männchen.

4. Mai Vormittags, 9° C. 3 m. Eier isolirt.
5. Mai „ 1 M. frei, 2 m. Eier.
6. Mai „ 2 M. frei, 1 m. Ei.
7. Mai „ 3 M.; die drei Eischalen leer.
8. Mai „ 3 lebende M.
9. Mai „ 1 lebendes M.
10. Mai „ kein lebendes Thier mehr vorhanden.

Von den M. hat somit eins vom 5.—8., also ganze drei Tage; eins vom 6.—8., also zwei Tage und das dritte vom 7.—9., also zwei Tage gelebt. Die Temperatur war beständig 9° C. Somit werden die Angaben Maupas über die Kurzlebig-

keit der M. bestätigt. Weitere Beobachtungen über die Lebensdauer der M. sind in den Versuchen 10, 34 u. a. zu finden.

Bemerkung: Von besonderer Wichtigkeit ist das Vorkommen auch grösserer Sommereier, aus denen das Auskriechen von M. beobachtet wurde. So maassen im Versuch 31 7 Stück ovale Eier, aus denen am folgenden Tage die M. auskrochen, im längsten Durchmesser 0,12 mm, im kleinsten Durchmesser 0,09 mm.

Für die Gleichartigkeit des Geleges eines und desselben W. sprechen auch die vielen Versuche mit w. Sommereiern. Des Beispiels halber sei nur Versuch Nro. 54 hervorgehoben, wo während zweier Tage 45 W. bei 22° C. 510 w. Eier legen und auch bei 14° C. im Legen w. Eier fortfahren.

Nr. 9.

Viele alte und frisch ausgekrochene W. hungern bei sinkender Temperatur (von 18 auf 15° C.) vom 28. bis 29. Mai. Dauereier sind nicht vorhanden, obschon viele M. in das Aquarium eingesetzt worden waren. Nach Zusatz von Hefe als Nahrung tritt am 30. Mai Eibildung wieder auf, es findet sich ein w. und ein m. Ei, und vom 31. Mai bis zum 1. Juni sind von der Mehrzahl der W. Dauereier abgesetzt worden; daneben wenige w., noch weniger m. Sommereier. Dieser Versuch kann nicht entscheiden, ob die Begattung die Ablage von m. Eiern aufhebt; denn die Sommereier können noch von den schon Anfangs vorhandenen älteren W. gelegt worden sein.

12 am 1. Juni aus diesem Aquarium in eine Temperatur von 10° C. verbrachte W. legen vom 2. auf den 3. Juni 10 Dauereier, 1 w. und 1 m. Sommerei.

7 am 1. Juni in 21° C. verbrachte W. des Aquarium Nr. 20 haben am 2. Juni 3 Dauereier abgesetzt und bis zum 3. Juni im Ganzen 7 Dauereier. Am 4. Juni sind alle W. crepirt.

Der Versuch beweist, dass die Temperatur auf das Gelege der geschlechtsreifen W. keinen Einfluss hat; die Zahl der gelegten Eier zeigt aber auch, dass Hefe ein schlechtes Nährmittel für Rotatorien ist.

Nro. 10.

Am 18. Mai wird 1 junges W., 1 M., 2 w. und 1 m. Ei in die Mulde eines Objektträgers bei 16° C. isolirt.

19. Mai, 15° C. sind 3 W. und 2 M. vorhanden. Es wird Hefe als Futter zugesetzt. Begattung eines W. direkt beobachtet.

20. Mai, 15° C. 3 W., deren Dotterstock sichtbar ist und 1 M.

21. Mai, 15° C. 3 W. mit reifem Ei und 1 w. Sommerei.

22. Mai, 22° C. 3 W. mit reifem Ei, 1 junges W. ohne Ei, dessen zurückgelassene Schale im Präparat sich noch vorfindet, 3 w. Sommereier und 2 Dauereier.
23. Mai, 20° C. 8 W., 3 Dauereier und 5 Sommereier.

Nro. 11.

5. Juli, 19° C. 1 W. mit Dauerei aus Nro. 52 isolirt. Gutes Futter zugesetzt. Das Präparat nach dem Futterzusatz mikroskopisch controlirt; es sind nur Euglenen und 1 W. mit Dauerei darin. Das Dauerei bei Zeiss A, Oc. II deutlich an seiner Grösse und dicken Schale erkannt.
5 h Nachm. 1 Dauerei abgesetzt. Im W. ein neues Ei. Gutes Futter.
6. Juli, 19° C. Das alte W. mit mässig gefülltem Darm hat ein dunkles Ei hoch am Dotterstock. Im Präparat viel Futter; es liegt aber wie so oft fest. 2 Dauereier 0,13 : 0,1 mm, ein anderes 0,15 : 0,12. Sa. 3 Dauereier. Neues Futter zugesetzt.
7. Juli, 19° C. W. todt, 3 Dauereier.

Nro. 12.

4. Juli, 11 h 15 Vorm., 18° C. 1 W. mit grossem Ei im Uterus isolirt. Man kann die dicke Haut am Ei sehen. Futter zugesetzt.
5. Juli, Vorm., 19—20° C. 1 W. mit kleinem Ei hoch am Dotterstock. 3 Dauereier von 0,15 : 0,12 mm Durchmesser. Futter im Präparat gut.
Nachm. 5 h Ei im W. gewachsen und herunter gerückt, als Dauerei mit Hülle kenntlich. Die Hülle breit (bei Zeiss A^2 beobachtet). Neues Futter zugesetzt. 3 freie Dauereier.
6. Juli, 8 h 30 Vorm., 19° C. W. mit Ei. 5 Dauereier. Bei zweien zieht sich der Dotter schon zurück. Gutes Futter. Futter zugesetzt.
7. Juli, 8 h 15 Vorm., 20° C. Futter gut. W. mit Ei. 9 Dauereier abgesetzt.
5 h Nachm., 22° C. Futter gut. W. mit Spur von Ei. 11 Dauereier abgesetzt.
8. Juli, 10 h 35 Morg., 22° C. W. mit Spuren von Ei. 13 Dauereier abgesetzt. Neues Futter zugesetzt.
5 h 15 Nachm. Das W. lebt noch, Darm trotz des guten Futters leer. 13 Dauereier.

Da in dem Aquarium, aus dem das zum Versuch benutzte W. stammt, am 2. Juli zuerst Dauereier aufgetreten sind, so hat dies W. im günstigsten Falle 6 Tage lang Dauereier gelegt; beobachtet wurde eine Legezeit von 4 Tagen mit 13 Dauereiern.

Zum Auskriechen der Rotatorien aus den

Dauereiern. Der Inhalt eines Aquarium mit einem Dauerei ist am 5. Mai lufttrocken. Nach Wasserzusatz am 7. Mai ist am 14. Mai ein W. ausgekrochen. Das Auskriechen erfolgt also 7 Tage nach dem Aufweichen.

Ein am 7. Mai gelegtes Dauerei ist am 18. Mai bei 16° C. trocken. Am 5. Juni befeuchtet, lässt es am 11. Juni ein W. auskriechen. Das Auskriechen erfolgt also 6 Tage nach dem Aufweichen.

Vom 4. bis 8. Juli gelegte Dauereier werden am 26. Juli zum Trocknen an die Luft gebracht und bleiben bis zum 16. September trocken stehen: sind also fast zwei Monate lang trocken. Bei 18—20° C. kriechen alsdann, fünf Tage nach frischem Wasserzusatz junge W. aus. Diesmal sind viele Thiere in der Eischale umgekommen. Die Eier waren von verschiedener Grösse.

Die Dauereier können somit lange Zeit getrocknet aufbewahrt werden, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüssen; aber auch die Sommereier besitzen grössere Widerstandskraft, als man bisher geglaubt hat. Während ausgekrochene W. durch Hunger oder schädliche Beschaffenheit des Wassers umkommen, bleiben Embryonen unter solchen Verhältnissen länger als gewöhnlich in der Eischale und können die ausgestorbene Colonie nicht allein überleben, sondern durch geeignete Eingriffe alsbald zum Auskriechen gebracht werden. Illustrirt werden diese Thatsachen durch die folgenden Versuche.

Nro. 13.

Eine Colonie von eierlegenden Hydatinen hungert seit dem 16. Juli und ist, als am 23. Juli, Morgens 8 Uhr die betreffende Colonie controlirt wird, ganz ausgestorben. Die Vertiefung im Objektträger ist beinahe wasserfrei, nur noch eben feucht. Von den ungefähr 200 Sommereiern sind viele sicher todt, andere aber noch sicher lebend, da nach Wasserzusatz in zahlreichen Sommereiern an vielen Embryonen die Wimperung zu sehen ist. Um 10 h wimmelt es in dem kleinen Aquarium von frisch ausgekrochenen W.

Nro. 14.

18. Mai, 16° C. 1 W., 1 M. u. 3 Sommereier (Thiere und Eier stammen aus einem Fang, der am 15. Mai aus dem Freien ins Zimmer ohne grossen Temperaturunterschied gebracht wurde. Es fehlte aber an frischem Futter).

19. Mai, 3 W. und 2 M., Hefe zugesetzt.

20. Mai, 3 W. und 1 M. Die Dotterstöcke der W. sind deutlich.
21. Mai, 3 W. mit Ei. 1 Sommerei.
22. Mai, von 15° C. auf 22° C. 3 grosse W. mit Ei, 1 junges W. 3 Sommereier, 2 Dauereier. Die leere Schale eines Sommereies. Der Embryo von gestern ist also ausgekrochen.
23. Mai, 20° C. 8 W., 5 Sommereier, 3 Dauereier.
24. Mai, Alte und junge W., 3 Dauereier. Sommereier.
25. Mai, 16° C. 2 W. mit Eiern, 10 ohne Eier, davon 4 frisch ausgekrochen. 1 M., 4 Sommereier und 4 Dauereier. Die Dauereier entfernt.
26. Mai, 18° C. Die beiden alten W. todt. 10 W., 2 M., 1 w. und 1 m. Ei. In dem grossen Sommerei ist Wimperung sichtbar, im kleineren Sommerei die im durchfallenden Licht schwarzen Fleckchen.
27. Mai, 19° C. 6 W. ohne Ei. 2 M., Begattung beobachtet. Das Futter ist schmal. Die beiden Eier wie gestern.
28. Mai, 18° C. 6 W. ohne Ei fast verhungert. Hefe zugesetzt. Die beiden Eier wie gestern. Hefe zugesetzt.
29. Mai, 15° C. 2 W. ohne Ei und die beiden Eier wie gestern. Hefe zugesetzt.
30. Mai, 16° C. 2 W. ohne Ei. 1 M. und das grössere weichschalige Ei. Der am 26. Mai schon vorhandene entwickelte m. Embryo des kleineren weichschaligen Eies ist heute, also erst nach 4 Tagen ausgekrochen. Der Embryo des grösseren Eies wimpert noch in der Schale.
31. Mai, 20° C. 2 W., davon 1 ohne Ei u. das grössere weichschalige Ei.
1. Juni. 21° C. 2 W. mit Ei. 2 w. Eier.
2. Juni, 22° C. 2 W. ohne E. 2 kleinere, 1 grösseres Sommerei (die kleineren von 0,1 mm Durchmesser).
3. Juni, 22° C. 2 W. ohne E. 3 Sommereier. (Ein W. entfernt.)
4. Juni, 24° C. Das zurückgebliebene W. ist abgestorben; es bleiben 3 lebende Sommereier, die auch am 9. Juni noch in der Schale wimpern, am 10. Juni aber aufhören, Lebenszeichen von sich zu geben.

Der Versuch Nro. 14 ist nach verschiedenen Seiten verwerthbar. Er zeigt, dass bei niederer Temperatur Dauereier gebildet werden, und dass vor der Geschlechtsreife begattete W. auch w. Eier legen können.

An zwei Stellen des Versuchs ist der Nachweis erbracht, wie m. und w. Embryonen, gleichsam als Vorstufen von Dauereiern, lange Zeit in der Schale der Sommereier am Leben bleiben können. Ein m. Embryo blieb vier Tage länger als gewöhnlich in der Schale, ehe er auskroch. Drei w. Embryonen blieben in der Eischale mindestens 8 Tage am Leben. Ob sie unter gün-

stigen Bedingungen noch zum Auskriechen hätten gebracht werden können, ist in diesem Versuche nicht geprüft worden.

Uebrigens fanden sich in einem späteren Versuche auch junge Thiere, die während des Auskriechens abstarben; sie hatten nur mit dem Kopftheil die Schale verlassen und waren dann gleich den erwachsenen Rotatorien desselben Aquarium verendet.

Nro. 15.

In einer Colonie, die am 28. Juni ausgestorben war, lebten die im Präparat vorhandenen Infusoren und die gelegten Sommereier der Hydatinen weiter. Bis zum 3. Juli wurde täglich an den Embryonen, die die Eischale nicht verliessen, Wimperung beobachtet. Es war somit in der ganzen Zeit vom 28. Juni bis 3. Juli kein einziges junges Räderthier ausgekrochen. Frische Eier konnten nicht gelegt werden, da die alten Thiere schon lange vorher abgestorben waren.

Am 4. Juli wurde keine Wimperung an den inzwischen immer noch nicht ausgekrochenen Embryonen mehr gesehen. Nach Isolirung einiger Eier in reines sauerstoffhaltiges Wasser finden sich am folgenden Tage 4 frisch ausgekrochene W. darin vor, während im Stammaquarium die Embryonen nicht ausgekrochen sind.

Zu den an dieser Stelle aufgeführten Versuchen kommen noch die Versuche 22, 23 u. a., bei denen gleichfalls mit überlebenden Sommereiern experimentirt worden ist.

Der folgende unter Nro. 16 aufgeführte Versuch widerlegt eine andere bisher beliebte Vorstellung. Man glaubte, das Geschlecht aus der Grösse der Eier bestimmen zu können; wie der Versuch zeigt, ist dies jedoch nicht immer möglich. Wohl sind die grossen weichschaligen Eier w. Eier, aber die kleineren können sowohl M. als W. entwickeln. Es muss somit zu der Abnahme der Grösse noch ein Moment hinzukommen, das die Entwicklung des m. Geschlechts bedingt. Ein und dasselbe W. kann wohl Eier verschiedener Grösse, aber nicht verschiedenen Geschlechts legen. Es müssen somit die vielleicht auch histologisch erkennbaren Vorgänge, die zur Entwicklung von M. führen, früher ablaufen, als die Bedingungen auftreten, welche die Grösse der Eier bestimmen.

Nro. 16.

22. September, 4 h 30, 19° C. 25 W., darunter frisch ausgekrochene und solche mit grossem Dotterstock. Darm der W. gut gefüllt, mässiges Futter zugesetzt.

23. September, 10 h 20, 18° C. 25 W. mit Ei. Darm schlecht gefüllt. Futter zusammengeballt. 65 w. Eier, darunter 1 von 0,1 mm Durchmesser. Die W. bleiben allein zurück. Die Eier werden entfernt. Futter den W. zugesetzt.

4 h Neben den W. 18 w. Eier frisch gelegt.

24. September, 10 h 30, 16° C. 25 W. mit Ei, gut gefüttert entfernt. Zurück bleiben 94 w. Eier. Neues Futter zugesetzt. Kein Ei unter 0,12 mm.

25. September, 9 h 50, 15° C. Alle Embryonen ausgekrochen. Darm der W. birnförmig gefüllt. Futter aufgewirbelt; bei manchen Thieren Dotterstöcke mittelgross.

26. September, 10 h, 14° C. Noch kein Ei abgesetzt. Einige W. mit Ei, andere mit grossen Dotterstöcken. Darm mässig gefüllt. Futter reich, aber festliegend. Aufgewirbelt.

27. September, 11 h, 14° C. 73 W. mit Ei, 153 w. Eier. Darm der W. mässig voll. Unter den Eiern keins kleiner als 0,1 mm. Futter zugesetzt.

28. September, 11 h, 15° C. 240 Eier, keins unter 0,1 mm (76—80 W. mit Ei, andere ohne Ei). Darm mässig gefüllt. Hungercolonie.

2. October, 9 h 20, 16° C. Kein einziges Thier mit Ei, Darm leer, noch wenige ältere w. Eier. Viele Thiere crepirt. Futter zugesetzt.

3. October, 9 h, 18° C. Nur 5 frisch gelegte w. Eier. Darm der Thiere mässig gefüllt. Viele W., aber höchstens 5 mit Ei. Futter zugesetzt.

4. October, 11 h, 18° C. Viele W., viele w. Eier. Futter schlecht, kein neues zugesetzt.

5. October, 11 h 45. Wie gestern. Auffallend viele Eier. Wiederum kein Futter zugesetzt. Darm der W. leer.

7. October, 9 h 45, 17° C. Viele frisch ausgekrochene W. und durchsichtige, also alte Eier. Kein W. mit Ei. Alle W. ganz durchsichtig, viele gebläht und abgestorben. Hunger in der Colonie.

9. October, 18—20° C. Noch lebende W., grosse u. kleine Sommereier. Darm aller Thiere leer; ihre Bewegungen träge. Neues Futter zugesetzt.

10. October, 18—20° C. Es sind immer noch keine lebenden M. in dem Aquarium vorhanden. Die mikrosko-

pische Untersuchung eines unter dem Deckglase vorsichtig aufgedrückten Eies von 0,08 mm Durchmesser fördert ein lebendes W. zu Tage. Dadurch wird es erklärlich, dass keine lebenden M. im Präparat zu finden sind; denn die kleinsten vorhandenen Eier sind auch w. Während aber aus den grossen Eiern W. von 0,3 mm Länge auskriechen, sind die in den kleinen Eiern nur 0,2 mm lang und auch bedeutend schmaler. In ihrer Leibeshöhe kann man aber den Kaumagen, den Darm und den w. Genitalapparat deutlich erkennen.

14. October, 13° C. Auch heute noch grosse und kleine Sommereier, aber neben den lebenden W. keine M. zu finden.

Dieser Versuch erläutert somit die Unmöglichkeit, aus der Grösse der Eier das Geschlecht der auskriechenden Embryonen vorher zu sagen, da hier auch die bisher der Grösse nach für m. gehaltenen Eier sämmtlich W. lieferten. Bei dieser Sachlage ist es nöthig, das Auskriechen der M. aus dem Ei abzuwarten, bis man das Geschlecht diagnosticirt. Es können aber auch neben den kleinen w. Eiern wirklich gleich grosse oder sogar noch grössere m. Eier vorhanden sein. Dadurch wird die Bestimmung des Procentsatzes von W. mit w. und W. mit m. Gelege bei einer grösseren Zahl von Thieren unmöglich; wenn man nicht in der Lage ist, das Gelege jedes einzelnen bis zum Ausschlüpfen der Embryonen zu controliren.

Nro. 17.

1. Juli, 11 h 40, 20—19° C. 1 W. mit 2 Eiern, 0,67 mm lang. Futter zugesetzt.

2. Juli, 8 h, 19—18° C. 1 W. ohne Ei im Uterus, sein Darm vollgefressen. 7 Sommereier, darunter 4 Stück von 0,13 : 0,1, 2 von 0,12 und 1 von 0,09 mm Durchmesser.

11 h 3 frisch ausgekrochene W., 3 grosse Sommereier. Das kleine Ei ist nicht aufzufinden, aber auch kein ausgekrochenes M. Das alte W. hat wieder ein deutliches grosses Ei im Uterus. Legeziffer für 24 Stunden = 7. Das alte Futter liegt fest, sodass das W. die Euglenen nicht heranwirbeln kann.

Nro. 18.

1. Juli, 11 h 40, 20—19° C. 1 W. mit Ei 0,67 mm lang. Futter zugesetzt.
2. Juli, 8 h, 19—18° C. 1 W. mit Ei, 6 Sommereier, darunter 3 Stück von 0,15 : 0,12, 2 Stück von 0,13 : 0,1 und 1 Ei von 0,12 mm Durchmesser. In 2 Eiern ist die Wimperung an den Embryonen sichtbar.

11 h 10 Das alte W. wird von feinen Körnchen in der Leibeshöhle dunkel; in seinem Uterus kein Ei mehr sichtbar. Neben ihm 3 frisch ausgekrochene W. und 4 Sommereier. Es hat also in 24 Stunden 7 Eier gelegt, davon heute zwischen 8 und 11 Uhr 1 Ei. Das Futter liegt fest, sodass die W. keine Euglenen heranwirbeln können; es wird neues Futter zugesetzt.

3. Juli, Vormittags, 18 C. Das alte W. ist todt. Lebend vorhanden sind 7 W. ohne Ei, 0,5—0,6 mm lang. Kein freies Ei im Aquarium.

Von diesen 7 W. werden 6 auf 3 Objectträger vertheilt und zwar in Versuch 40 auf dem alten Objectträger 2 W., von denen eins m., das andere w. Gelege hat; in Versuch 37 auf neuem Objectträger 3 W. mit w. Gelege, in Versuch 36 1 W. mit w. Gelege.

Die Legeziffer 7 pro 24 Stunden ist aber auffallend gering; in einem anderen Versuch betrug sie bei derselben Temperatur von 19° C. für 22 Stunden 20 w. Eier. Die näheren Angaben über diesen Versuch folgen hier.

Nro. 19.

4. Juli, 8 h Morg., 18° C. 1 W. mit Ei.

11 h 45 wie vorher; noch kein Ei gelegt. Futter zugesetzt.

5. Juli, 10 h, 19° C. Das alte W. mit Ei, 8 junge W. 12 Sommereier; davon 1 Ei von 0,15 : 0,1 mm und 11 Eier von 0,12 mm Durchmesser.

5. Juli, 5 h, 19° C. 1 W. mit Ei, 13 junge W., 10 grosse Sommereier, Futter zugesetzt.

Neben der Verschiedenheit in der Legeziffer bei gleicher Temperatur tritt in beiden Versuchen auch die Verschiedenheit in der Grösse der von einem und demselben W. gelegten Eier deutlich hervor.

Die Legeziffer wird stets geringer, wenn mehrere W. beisammen sind, als wenn nur ein W. bei gleicher Temperatur und derselben Fütterung in einem gleich grossen Aquarium gehalten wird.

Den Einfluss der Temperatur auf den verschiedenen Entwicklungsgang in zwei sonst gleichen Aquarien illustriren die folgenden Versuche.

Nro. 20.

9. Juli,	15° C.	12 junge W. aus demselben Aquarium wie die W. in Nro. 21. Gutes Futter zugesetzt.
10. Juli,		12 halbwüchsige W. Gutes Futter, neues zugesetzt.
11. Juli,	10 h	11 W., davon 6 mit Ei, 11 w. Eier Neues Futter zugesetzt.
12. Juli,	11 h	11 W. mit Ei, 10 W. ohne Ei, 20 w. Eier. Futter zugesetzt.

Nro. 21.

9. Juli,	24° C.	12 junge W. Gutes Futter zugesetzt.
	5 h	Dotterstöcke sichtbar. Darm voll. Futter gut.
10. Juli,	8 h 10, 26° C.	2 w. Eier. Ein W. mit Ei entfernt. Es bleiben zurück 11 W. mit grossen Dotterstöcken. Darm der Thiere gefüllt.
	10 h 30	Spuren von Eiern werden sichtbar. Gutes Futter zugesetzt.
11. Juli,	10 h 5, 23° C.	11 W. mit Ei. Viele W. ohne Ei, darunter frisch ausgekrochene und solche mit eben sichtbarem Dotterstock; w. Eier. Die alten W. herausgefangen. Futter zugesetzt.
12. Juli,	9 h 20, 24° C.	W. mit Ei und W. aller Grössen ohne Ei. Unter den Sommereiern ganz kleine.

Die in der Kälte aufgezogenen W. sind in der Entwicklung immer mindestens 24 Stunden hinter den in der Wärme gehaltenen W. zurück. Am 12. Juli hatte in der Wärme schon die zweite Generation wieder Eier gelegt, in der Kälte waren die 10 W. der zweiten Generation noch nicht legereif geworden. In der Wärme konnten am 11. Juli die jungen W. wegen ihres reichen Vorkommens nicht mehr gezählt werden; im Kälteaquarium waren erst 11 Eier gelegt worden. In beiden Fällen haben aber die anfänglich eingesetzten W. w. Sommereier gelegt.

Nro. 22.

12. Juli,	15° C.	W. Sommereier, alle mit entwickelten Embryonen. Futter zugesetzt.
13. Juli,	15° C.	4 noch nicht lange ausgekrochene W. Wenig Futter im Darm. Futter auf dem Objectträger gut. Neues zugesetzt.
14. Juli, 12 h Mittags,	15° C.	5 W. mit Ei, 1 fast reifes W., 1 mittelgrosses W. Keine Eier. Futter gut und erneuert.
15. Juli, 11 h Vormitt.,	15° C.	6 W. mit Ei, 1 mittelgrosses W. 17 w. Eier. Futter gut.
16. Juli,	15° C.	23 W. mit Ei. 71 w. Eier.

Die eingelegten Eier stammten aus einem bei 19—20° C. gehaltenen Aquarium und waren mindestens 4 Tage alt. Der Versuch stellt einen Parallelversuch zu Versuch 23 dar, der aber nicht bei 15° C., sondern bei 23—25° C., also bedeutend höherer Temperatur, angestellt ist.

Nro. 23.

12. Juli,	10 h 30,	24° C. W. Sommereier durchsichtig, also alt. Futter zugesetzt.
	5 h 5	3 junge, frisch ausgekrochene W. mit wenigen Euglenen im Darm.
13. Juli,	10 h	24° C. 4 W. mit Dotterstock ohne Ei. Futter zugesetzt.
	11 h 45	1 W. mit noch hellem Ei unter den 4 Stück von 10 h.
14. Juli,	8 h 30,	23° C. 2 W. mit w. Ei, 1 W. mit leerem Darm, aber w. Ei. 1 W. mit verkümmerten Organen; gross aber elend. 2 frisch ausgekrochene W. und 6 w. Eier mit wimpernden Embryonen. 2 frisch gelegte Eier. Die 4 alten W. wurden herausgefangen und gutes Futter zugesetzt.
15. Juli,		25° C. Die Eier sind leer; die jungen W. hungern trotz des reichlichen Futters. Ihr Darm absolut leer.

Der Gegensatz zu Versuch 22 ist auffallend. In 22 geht die Entwicklung weiter; hier werden durch die höhere Temperatur Rotatorien und Euglenen geschädigt. Die eingelegten Eier stammen aus einem bei 19—20° C. gehaltenen Aquarium und werden mindestens 4 Tage alt.

In den voranstehenden Versuchen wird man mehrere Erscheinungen erkennen können, die zur Beurtheilung der Versuche über die Entstehung des Geschlechts unentbehrlich sind. Die hier folgenden tabellarisch zusammengesetzten Versuchsreihen dienen zum Beweise, dass die Umstände, unter denen die Eier ausgebrütet und weiter gezüchtet werden und nicht die Bedingungen, unter denen sie gelegt wurden, maassgebend für das Gelege der aus den auskriechenden Embryonen heranwachsenden W. werden.

Nach Maupas sollte es gleichgültig sein, bei hoher Temperatur gelegte Eier in niedriger und bei niedriger Temperatur gelegte Eier bei höherer Temperatur fortzuzüchten. Das ist aber keineswegs der Fall.

Nro. 24.

Mit gutem Futter von Euglena viridis werden kleine Mengen bei 24° C. gelegter w. Eier bei einer Temperatur von 12° C. weiter gezüchtet.

Versuch	17. Oct.	18. October		19. October	20. October	21. October	22. October
a	7w. Eier.	4 junge W., 3 alte Eier	Embryonen bewegen sich und zeigen Wimperung	7 W. ohne Ei.	3 W. mit Ei, 4 W. ohne Ei, 3 w. Eier.	7 W. mit Ei, 1 junges W., 18 w. Eier.	8 W. mit Ei, 6 junge W., 44 w. Eier.
b	4 „ „	2 „ „ 2 „ „		4 „ „ „	2 grosse, 2 mittelgrosse W.	2 W. mit Ei, 2 W. ohne Ei, 6 w. Eier.	4 W. mit Ei, 2 junge W., 14 w. Eier.
c	4 „ „	3 „ „ 1 altes Ei		4 „ „ „	2 W. mit Ei, 2 W. ohne Ei.	4 W. mit Ei, 12 w. Eier.	4 W. mit Ei, 3 junge W., 34 w. Eier.
d	6 „ „	4 „ „ 2 alte Eier		6 „ „ „	1 W. mit Ei, 5 W. ohne Ei, 1 w. Ei.	6 W. mit Ei, 1 W. ohne Ei, 6 w. Eier.	7 W. mit Ei, 3 junge W., 35 w. Eier.
e	8 „ „	6 „ „ 2 „ „		8 „ „ „	8 W. von verschiedener Grösse, kein Ei.	7 W. mit Ei, 1 W. ohne Ei, 14 w. Eier.	8 W. mit Ei, 3 junge W., 46 w. Eier.
Sa.	29 Eier.						

Die Temperatur betrug am 17. October 12° C., am 18. October 11° C., am 19. October 11° C., vom 20. bis 22. October 10° C. Die gelegten Eier waren alle grosse Sommereier und maassen 0,13 : 0,1 mm. Bei täglichem Futterzusatz war der Darm der Thiere stets gut gefüllt. Alle 29 W. haben somit, trotzdem sie aus Eiern stammen, die bei hoher Temperatur gelegt, in der Kälte aber ausgebrütet und aufgezogen wurden, doch nur w. Eier gelegt.

Nro. 25.

Mit gutem Futter von Euglena viridis werden kleine Mengen bei 15° C. gelegter w. Eier in den Versuchen a bis e, eine grössere Anzahl unter gleichen Bedingungen gelegter Eier in f bei einer Temperatur von 24—28° C. weiter gezüchtet.

Versuch	30. Sept.	1. October	2. October
a	8 w. Eier	2 W. mit Ei, 6 ohne Ei.	In allen 5 Präparaten alte W. mit Ei, junge W. u. w. Eier.
b	6 „ „	3 „ „ „ 3 „ „	
c	8 „ „	8 „ ohne Ei.	
d	4 „ „	4 „ „ „	
e	4 „ „	4 „ „ „	
Sa.	30 w. Eier.	30 W.	

Versuch	1. Oct.	2. October	3. October
f	45 w. Eier.	45 W. mit Ei, 92 Eier, darunter 4 ganz kl. Eier; kein junges W. oder M.	Ausser den W. mit Ei junge W., lebende M. u. ca. 200 Sommereier, davon 25 sicher m., 70 unentschieden, die übrigen sicher w.

Es haben somit, während zu den 6 Aquarien an jedem Tag gleich viel Futter von Euglenen zugesetzt wurde, die auf 5 Aquarien vertheilten 30 W. keine m. Nachkommenschaft geliefert, die 45 in einem Aquarium gehaltenen Thiere dagegen eine beträchtliche Zahl von M. erzeugt.

Die Versuchsanordnung war eine solche, dass in die Aquarien, worin keine M. auftraten, nur wenige Eier, in dem Versuch f dagegen eine Anzahl eingelegt wurde, die sich in der Höhe der von Maupas zu seinen Versuchen benutzten Mengen von Eiern bewegte.

Es ist aber nöthig, an einem reichen Material die Regel festzustellen und noch den Ursachen nahzugehen, welche dies von Maupas' Annahme abweichende Resultat hervorbringen. Die

folgenden Versuche sind so angestellt, dass am Beginn eines jeden nur wenig Eier oder ganz junge W. in die entsprechenden Aquarien eingesetzt wurden, sodass das zugesetzte Futter für die geringe Zahl von Thieren ausreichte, falls es nicht in einen Zustand gerieth, der es für die Rotatorien unbrauchbar machte. Stieg dann die Zahl der eierlegenden W. durch steten Nachwuchs, so traten trotz des Zusatzes der gleichen Futtermenge m. eierlegende W. auf. Wurde der Inhalt eines Aquariums aber rechtzeitig getheilt, so konnte das Erscheinen von M. verhindert werden. Mangelhafte Ernährung hatte Erzeugung von M. im Gefolge. Der Hunger liess die Eibildung zum Stillstand kommen und tödtete junge Thiere innerhalb 2 Tagen, während sie doch viel länger in den Eischalen fortgelebt haben würden. Diese Erscheinung wird verständlich, wenn man sich erinnert, dass nach J. Müller's, Pflüger's, Zuntz' u. A. Untersuchungen der Embryo im Ei oder Uterus einen geringeren Stoffwechsel hat, als im Zustande nach der Geburt. Bei der Hydatina kommt der Wärmeverlust von der im freien Zustande vergrösserten Oberfläche und der für die Schwimmbewegungen verbrauchten Kraft in Betracht, was im Ei Alles wegfällt. Aeltere eierlegende W. lebten länger; sie zehrten von ihrem Dotterstock, der durch den Hunger mehr und mehr schwand; sie konnten aber durch neues Futter wieder zum Eierlegen gebracht werden.

Nro. 24.

20. Juni, 23,5° C. auf 21° C. 1 junges W. Futter zugesetzt. 23,5° C.
21. Juni, 21° C. 1 W. mit Ei, 2 junge W., 2 w. Eier. Darm der Thiere voll. Neues Futter zugesetzt.
22. Juni, 21° C. 12 W., 4 w. Eier. Futter zugesetzt.
23. Juni, 21° C. 15 W., 20 w. Eier. Futter zugesetzt.
24. Juni, 21° C. Viele W. mit und ohne Ei, viele Sommereier. Futter zugesetzt.
25. Juni, 21° C. Wie gestern; unter den Sommereiern einige kleine. Darm der Thiere fast leer. Futter zugesetzt.
26. Juni, 21° C. Viele W. mit und ohne Ei, Darm der Thiere fast leer. Einige M. gesehen. Die Thiere werden getheilt, unter den W. bleibt kein m. eierlegendes zurück. Es wird gutes Futter zugesetzt.
27. Juni, 21° C. 20 W. mit Ei, 20 W. ohne Ei, freie w. Eier. Futter zugesetzt.
28. Juni, 21° C. 50 W. mit und ohne Ei. Darm fast leer. Viele Sommereier. Futter zugesetzt.

29. Juni, 21° C. Sehr viele W., kein M. Unter den Eier sicher einige m. Neues Futter zugesetzt.
30. Juni von 20 auf 18° C.
2. Juli, Sehr viele verhungerte W., M., kein W. mit Ei, 20 w., 4 m. Eier.

Nro. 25.

21. Juni, 21° C. 1 junges W. ohne Ei und 1 w. Ei. Gutes Futter zugesetzt.
22. Juni, 21° C. 1 W. mit Ei, 1 W. ohne Ei, 1 w. Ei. Darm der W. gefüllt und gutes Futter zugesetzt.
23. Juni, 21° C. 2 W. mit Ei, 3 junge W., 5 w. Eier. Die beiden zu Anfang des Versuchs jungen W. legen also w. Eier.

Nro. 26.

20. Juni, 23,5° C. Ein eben ausgekrochenes W. mit gutem Futter.
21. Juni, 21° C. 1 W. ohne Ei mit grossen Dotterstöcken. Kein Ei frei. Futter zugesetzt.
22. Juni, 21° C. 1 W. mit Ei, 2 W. ohne Ei, 2 w. Eier.

Nro. 27.

11. Juli, 11 h 40, 23° C. 6 w. Eier mit fertigem Embryo. Futterzusatz.
12. Juli, 9 h 55, 24° C. 2 W. mit Ei, 1 mittelgrosses W. mit grossem Dotterstock. Das Futter liegt in einem Meniscus auf einer Seite und wird neu aufgewirbelt.
12 h Die W. wie vorher, dazu 2 w. Eier.
5 h p. m. 3 W. mit Ei, 6 w. Eier, 2 w. Eier schon hell, 4 noch dotterreich.
13. Juli, 12 h 40, 24° C. 3 W. mit Ei, 10 mittelgrosse W., 20 w. Eier. Gutes Futter zugesetzt. Es bleiben bloss die 10 mittelgrossen W. zurück.
14. Juli, 9 h 5, 23° C. 11 W. mit Ei, 5 frisch ausgekrochene W., 37 Sommereier bis zu 0,12 : 0,1 und 0,12 : 0,09 mm. Es werden die 11 W. mit Ei entfernt und gutes Futter zugesetzt.
15. Juli, 10 h, 25° C. 35 W. und 10 frisch gelegte w. Eier. Futter gut.
16. Juli, 26 auf 22° C. Neben W. mit und ohne Ei und w. Sommereiern auch M. und m. Eier.

Nro. 28.

19. Juni, 25° C. 3 w. Eier. Da die Temperatur am 18. Juni auch 24° C. betrug, so sind die Eier offenbar bei hoher Temperatur gelegt.
20. Juni, 23,5° C. 2 W. mit Ei, 1 w. Ei. Futter zugesetzt.
21. Juni, 21° C. 2 W. mit Ei, 5 junge W., 3 w. Eier. Futter zugesetzt. Darm der Thiere mässig gefüllt.

22. Juni, 21° C. 9 W. mit Ei, 2 junge W., 12 w. Eier. Kein Futter zugesetzt.
23. Juni, 21° C. 35 W. mit und ohne Ei, 16 w. Eier. Futter zugesetzt.
24. Juni, 21° C. Ca. 40 W., 55 Sommereier. Darm mässig gefüllt. Futter zugesetzt.
25. Juni, 21° C. Zahlreiche W. mit und ohne Ei. Darm mässig gefüllt. Viel w., einige m. Eier.

Am 26. Juni auch viele lebende M. im Aquarium.

Nro. 29.

7. Juli, 10 h Vorm., 19° C. 1 w. Ei aus gleicher Temperatur in eine Glasschale eingesetzt. Embryo wimpert im Ei.
10 h 45, 19° C. Der Embryo ist noch nicht ausgekrochen. Dasselbe Futter wie zu einem Versuch im vertieften Objectträger zugesetzt.
5 h Nachm. 1 W. mit gefülltem Darm. Eierstöcke noch nicht sichtbar.
8. Juli, 7 h 40 Morg., 22° C. Dotterstöcke sichtbar, kein Ei.
10 h 40 Ei nahe der Kloake im W. deutlich. Dotterstöcke gross, durchsichtig. Die dreifache Portion Futter wird zu einem Versuch in vertieftem Objectträger zugesetzt.
5 h Nachm. Thier vollgefressen. 1 Ei im Thier deutlich.
9. Juli, 8 h 45, 22° C. 1 W. mit m. Ei, 2 frei schwimmende flinke M., 15 m. Eier 0,1 : 0,09 und 0,09 mm.
24° C. Das W. hat noch weiter m. Eier gelegt; es sind mehrere W. ausgekrochen.

Dieser Versuch ist seines Resultates wegen bemerkenswerth, da das einzige in einer grossen, mit 10 emm Wasser beschickten Schale zur Aufzucht gelangte W. m. Nachkommen lieferte. Der Versuch ist nicht wiederholt worden; doch spricht die noch nach 24 Stunden nicht erfolgte Ablage des ersten Eies dafür, dass die Ernährung bei dem zuerst zugesetzten Futterquantum in der grossen Schale nicht so gut möglich war, als in einer 0,25 ccm fassenden Mulde mit gleich gutem Futter. Die Natur des Geleges, d. h. das Geschlecht der aus den Eiern kriechenden Embryonen konnte nach der Bildung des ersten Eies nicht mehr verändert werden, weshalb der Zusatz der dreifachen gewöhnlichen Futtermenge wohl auf die Zahl, nicht aber auf das Geschlecht der gelegten Eier von Einwirkung wurde.

Nr. 30.

26. Juni, aus 14° C. in 21° C. 5 w. Eier aus 14° C. in 21° C. Gutes Futter zugesetzt.
27. Juni, 21° C. 5 junge W. ohne Ei. Futter zugesetzt.

28. Juni, 21° C. 5 W. mit Ei, 24 w. Sommereier. Darm der W. gefüllt. Futter zugesetzt.

29. Juni, 20° C. 5 grosse W. mit Ei, kleinere W. mit Ei und junge W. (ca. 40 Thiere im Ganzen) 40 weichschalige Eier. 1 Ei von 0,09 mm Durchmesser, die übrigen 0,15:0,12 und 0,13:0,1 mm Durchmesser. Futter zugesetzt.

30. Juni, 20° C. Die Thiere sind lebend nicht mehr zu zählen weil sie zu lebhaft schwimmen und zu zahlreich sind; ungefähr 80 w. und 20 m. Eier.

Das Vorkommen von wirklich w. und m. Eiern wurde an einer Probe von 16 grossen und sechs kleinen Eiern nachgewiesen. Aus diesen isolirten 22 Eiern krochen 16 W. und sechs M. aus.

Nro. 31.

2. Juli, 20° auf 18° C. 10 h Vorm. 39 w. Eier, 1 m. Ei. Futterzusatz.

3. Juli, 18° C. 35 W. ohne Ei, in vielen Thieren Dotterstock deutlich. Darm mässig gefüllt. Kein Ei frei. Futter zugesetzt.

4. Juli, 19° C. 35 W. mit Ei 160 w. Eier, ein absterbendes M., frisch ausgekrochene W. Darm der alten W. gefüllt.

Nro. 32.

29. Juni, Vorm. 20—21° C. 10 grosse bei 21° C. gelegte Sommereier. Futter zugesetzt.

30. Juni, Vorm. 20° C. 3 W. mit Ei, 7 W. ohne Ei, aber mit sichtbarem Dotterstock. 3 frisch abgelegte grosse Sommereier; in dem einen derselben ist der Keim maulbeerförmig. Darm der W. gefüllt. Kein Futter zugesetzt.

1. Juli, Vorm. 20—19° C. 9 W. mit Ei, 14 W. ohne Ei, 1 M. 43 grosse und 24 kleine Eier. Neues Futter zugesetzt.

2. Juli, Vorm. 19—18° C. W. mit und ohne Ei (Zahl nicht bestimmt). 10 M. 47 w. und 36 m. Eier.

Da schon am 3. Tage ein ausgekrochenes M. vorhanden ist und 24 m. Eier und nur 9 eierlegende W., so müssten schon gleich aus den anfänglich in das Aquarium eingebrachten Eiern ein oder zwei W. entstanden sein, die m. Nachkommen erzeugten. Das geht auch daraus hervor, dass zwei am 2. Juli isolirte 0,76 grosse W. in der That m. Eier legen, aus denen auch M. auskriechen. Gehörten diese beiden besonders beobachteten

W. zur zweiten Generation, so hätten sie am 2. Juli noch nicht die volle Leibesgrösse besessen, obwohl sie schon legereif geworden waren. Ein W., von dem ich vermuthet hatte, dass es m. Nachkommen haben würde, legte bei der Isolirung w. Eier. Man kann sich also bei der Beurtheilung des Geschlechts, wenn man die Eier namentlich im Uterus der lebenden W. nach ihrer Grösse taxirt, öfters irren. Auch dieser Versuch zeigt, dass die zuerst legereif werdenden W. w. Eier legen. Am 30. Juni ist kein neues Futter zugesetzt worden.

Nro. 33.

6. Juli, 7 h 30 Morg., 19° C.	6 w. Eier ohne Futter in Wasser mit Fadenalgen zur Sauerstoffbereitung.
9 h 25 Morg.	5 W. ausgekrochen. 11 h 20 Eine Spur von Futter (Euglenen) zugesetzt.
7. Juli, 8 h 15 Morg., 19° C.	5 W. mit Eiern. Noch kein Ei frei. Darm der Thiere voll.
	1 W. ohne Ei mit deutlichem Dotterstock. Kein Futter zugesetzt.
10 h Morg.	5 W. mit, 1 W. ohne Ei, kein Ei frei. Noch immer Euglenen im Präparat.
12 h Morg.	3 w. Eier abgesetzt. Kein Futter zugesetzt. Darm der Thiere voll.
5 h Nachm.	Die 5 grössten W. mit Ei entfernt, ebenso 15 w. Eier. Es bleibt nur 1 W. mit fast reifem weiblichen Ei zurück. Darm mässig gefüllt. Futter gernig. Neues Futter zugesetzt.
8. Juli, 22° C.	Das W. mit Ei wird entfernt. 2 durchsichtige, also ältere, zwei undurchsichtige, also frisch gelegte Eier; von den letzteren eines maulbeerförmig mit seitlicher Einbuchtung. In einem älteren wimpert der Embryo. Futter zugesetzt. Also haben alle 6 W. w. Nachkommen.
9. Juli, 8 h 45 Morg., 24° C.	1 W. mit Ei, 3 W. mit deutlichen Dotterstöcken. Kein Ei frei. 22° C.
4 h 37	9 w. Eier frei. Die W. entfernt. Also nur w. Nachkommen.
10. Juli, 8 h 5 Morg., 26° C.	9 W., mittelgross, kein Ei im Leibe. Kein Ei frei. Darm gefüllt.
10 h 30	Noch kein Ei in den Thieren. Neues Futter zu.
11. Juli, 8 h 35 Morg., 23° C.	9 W. mit Ei entfernt. Es bleiben 62 w. Eier und etwa 10 eben ausgekrochene W. 12 h neues Futter zu. Also nur w. Nachkommen.

12. Juli, 10 h 5 Vorm., 24° C. W. mit und ohne Eier. 52 w. Eier. Neues Futter zu.

13. Juli, 10 h 20 Vorm., 24° C. Sehr viele W. mit und ohne Eier. Sommereier, grosse und kleine bis 0,1 mm. Wohl frisch ausgekrochene W., keine M. Die kleinen Eier frisch gelegt. Die grossen alt und frisch. Zum Zählen in Sublimat getödtet. 75 W. mit Ei gezählt, viele ohne Ei nicht gezählt. Grosse Eier in überwiegender Mehrzahl nicht gezählt.

Nro. 34.

1 junges W. ohne sichtbaren Eierstock, von der Grösse frisch ausgekrochener W. am 20. Juni bei 23,5° C. gut gefüttert.

21. Juni 21° C. 1 W. mit Ei, 1 junges W. 1 w. Ei. Futter zugesetzt. Das junge W. legt also bei gutem Futter w. Eier.

Nro. 35.

3. Juli, 18° C. 1 junges W. mit gutem Futter isolirt verbleibt in derselben Temperatur von 18° C.

4. Juli, 7 h, 18° C. 1 W. mit Ei, 9 Sommereier, davon 1 mit Durchmesser von 0,12 mm und die übrigen von 0,13 : 0,106 mm. Aus allen kriechen W. aus.

Das junge W. legt also bei gutem Futter w. Eier.

Nro. 36.

I. 3. Juli, 18° C. 1 junges W. aus 18 isolirt. Futter zugesetzt.

4. Juli, 7 h Morg., 18° C. 1 W. mit Ei und 9 grosse weichschalige Eier.

12 h Mittags 1 frisch ausgekrochenes W. und 8 weichschalige Eier: 1 rundes von 0,12 mm und 7 ovale von 0,13 : 0,1 mm Durchmesser. Futter zugesetzt.

II. 5. Juli, 11 h 30 Morg., 18° C. Das alte W. herausgefangen und mit gutem Futter isolirt. 11 grosse weichschalige Eier zerstört. Zurück 16 W., darunter 1 mit Ei, 8 gleichgrosse ohne Ei, 7 kleine. Futter zugesetzt.

5 h Nachm. 16 W., einige mit Ei, 1 grosses Ei. Futter gut.

III. 6. Juli, 11 h Morg., 19° C. 16 W. mit Ei, 31 grosse, 53 kleine weichschalige Eier. 5 freie M.

Nachdem das alte Weibchen vom 5. Juli 11 h 30 bis zum 6. Juli

10 h 30 bei 19° C. noch 14 Eier gelegt hatte, legt es bei derselben Temperatur noch ein letztes Ei, woraus auskriecht

II.	7. Juli, 12 h Mitt.,	22° C.	1 junges W. Gutes Futter.
	8. Juli,	22° C.	W. mit Ei entfernt; zurück bleiben 4 grosse weichschalige Eier. Neues Futter zugesetzt.
III.	9. Juli, 8 h 50 Morg.,	24° C.	4 W., davon 1 mit Ei, drei mit grossem Dotterstock.
	4 h 55 Nachm.		4 W. mit Ei.
IV.			8 grosse weichschalige Eier.

Während also im ersten Versuch dasselbe W. in dritter Generation auch m. Nachkommen hat, sind im 2. Versuch selbst in der vierten Generation nur W. vorhanden. Im ersten Versuch zählte die zweite Generation 16, im zweiten Versuch nur 1 und die dritte Generation des zweiten Versuchs 4 Individuen.

Nro. 37.

3. Juli,	18° C.	3 junge W. mit gutem Futter.
4. Juli, 7 h,	18° C.	3 W. mit Ei, 19 w. Eier.
12 h,		3 W. mit Ei, 22 w. Eier, 1 eben ausgekrochenes W., Futter zugesetzt.
5. Juli, 12 h,	19° C.	3 W. mit Ei, junge W. und w. Sommereier. Kein Futter zugesetzt.
5 h Nachm.,	20° C.	Ausser dem Inhalt von heute Morgen auch kleine Sommereier.
6. Juli, 11 h,	19° C.	Ausser den W. 34 grosse und 120 kleine Sommereier.

Die jungen zu Anfang des Versuchs eingesetzten W. haben rein w. Gelege. Ob kleine Sommereier wirklich M. geliefert haben würden, ist nicht zu entscheiden. Die kleinen Eier waren aufgetreten, nachdem die zweite Generation hatte legereif werden können. Gleichzeitig ist aber auch an diesem Tage (dem 5. Juli) kein neues Futter zugesetzt worden. Der Versuch stammt aus einer Zeit, wo ich nach den Angaben der Autoren noch annahm, dass man aus der Grösse der Eier das Geschlecht der auskriechenden Embryonen bestimmen könnte.

Vergleicht man vom 5. Juli an den weiteren Verlauf der Entwicklung in Versuch 40, der gleichen Ausgang wie der vorliegende nimmt, so treten bei gleicher Temperatur in Versuch 40 erst am 8. Juli kleine Sommereier auf, deren Embryonen wirklich M. lieferten. In 40 waren aber am 6. Juli nur 6 eierlegende W. in gutem Futterzustande vorhanden, während in dem

hier beschriebenen Versuch am 6. Juli mindestens 25 eierlegende W. bei unzureichendem Futter vorhanden waren.

Nro. 38.

20. Juli,	5 h 35, 22° C.	15 W., 0,45 mm lang, mit gut gefülltem Darm, ohne Ei in gutes Futter gebracht.
21. Juli,	10 h 20, 25° C.	Noch kein Ei abgesetzt. Futter gut.
	11 h 15	Desgleichen.
	5 h 20	13 w. Eier. Gutes Futter zugesetzt.
22. Juli,	25° C.	2 W. am Absterben. 4 alte W. lebhaft, die übrigen ohne Ei und matt. 27 w. Eier und 10 frisch ausgekrochene W. Unter den 27 Eiern eines von 0,1 : 0,09 mm Durchmesser in den Anfängen der Furchung.
23. bis 28. Juli,	23—24° C.	Hunger in der Colonie. Es tritt kein M. und kein Dauerei auf, trotzdem am 24. Juli von Neuem Futter zugesetzt wurde.

Das Gelege ist also trotz der hohen Temperatur rein w. Ob aber alle W. Eier gelegt haben, ist nicht zu entscheiden.

Nro. 39.

1. Juli, 11 h 40 Vorm.,	20—19° C.	1 W. mit 2 Eiern, 0,67 mm lang. Gutes Futter zugesetzt.
2. Juli, 8 h,	19—18° C.	1 W. hat zur Zeit kein reifes Ei; sein Darm ist voll von Euglenen. 6 Eier, davon 4 von 0,13:0,1, 2 von 0,12 und 1 Ei von 0,09 mm Durchmesser. Von diesen Eiern kriechen um 11 h V. 3 W. aus. Daneben noch 3 grosse Eier. Das kleine Ei ist nicht zu finden, aber auch kein M. Im alten W. ist um 11 h wieder ein deutliches grosses Ei im Uterus. Das W. hat also in 24 Stunden 7 Eier gelegt. Das alte Futter liegt fest, so dass die W. die Euglenen nicht heranwirbeln können. Es wird neues Futter zugesetzt.
3. Juli, 8 h,	18° C.	Das alte W. mit Ei. 5 junge W. mit sichtbarem, 3 ohne sichtbaren Dotterstock. 1 eben ausgekrochenes W., 4 w. Eier. Das alte W. entfernt. Futter zugesetzt. 2 w. Eier entfernt.
12 h		Noch kein Ei in den 9 jungen W. sichtbar.

4. Juli, 7 h Morg. 5 W. mit Ei, 5 W. ohne Ei. 9 Sommereier von 0,13:0,1 mm und 1 Sommerei von 0,1 mm Durchmesser.

12 h 5 Mitt. 18° C. 5 W. mit, 5 ohne Ei. 13 W. Sommereier. Noch gutes Futter! und Futter neu zugesetzt.

(NB. Die frischgelegten Sommereier haben viel Dotter, so dass sie undurchsichtig sind. Der Dotter wird mit fortschreitender Entwicklung aufgezehrt, und die Eier werden heller.)

Maximum-Minimum-Thermometer zeigt vom 4./7. 1 h M. bis 5./7. 10 h V. 19° C.

5. Juli, 19° C. constant 9 W. mit Ei, 6 frisch ausgekrochene W. 39 w. Sommereier, sicher keins von 0,09 mm darunter. Sehr gutes Futter zugesetzt.

5 h Nachm. 20° C. W. nicht gezählt. 38 w. Sommereier. Futter zugesetzt.

6. Juli, 10 h 15 Vorm. 62 w. Eier. W. mit und ohne Eier, kein M.

Nro. 40.

1. Juli, 11 h 40 Morg., 20—19° C. 1 W. mit w. Ei, 0,67 mm lang. Gutes Futter zugesetzt.

2. Juli, 8 h Morg., 19—18° C. W. m. w. Ei, 6 w. Eier, 3 darunter von 0,15:0,12, 2 von 0,13:0,1, 1 von 0,12 mm Durchmesser.

11 h Das alte W. wird dunkel von feinen Körnchen in der Leibeshöhle; ausser ihm 3 junge W., 4 w. Eier. Futter zugesetzt. Im alten W. ist kein Ei mehr sichtbar.

3. Juli, 18° C. Altes W. todt. 7 W. ohne Ei, ihre Eierstöcke deutlich. Länge der Thiere 0,5—0,6 mm. Keine Eier abgelegt.

Es bleiben 2 W. auf 40 zurück. 1 W. nach 36 (hat w. Gelege). 3 W. nach 37 (haben w. Gelege). Futter zu allen dreien zugesetzt.

4. Juli, 8 h Morg., 18° C. 2 W. mit Eiern. 13 Sommereier, darunter sechs sicher m. Eier. Der Inhalt des Aquarium wird getheilt. 1 W. nach Nro. 19 (hat w. Gelege). 1 W. nach Nro. 6 (hat m. Gelege). Die Eier bleiben auf Nro. 40 zurück. Ich habe mich nochmals überzeugt, dass sicher w. und m. Eier auf 40 liegen und kein Thier; in 19 keine Eier, sondern nur ein W. In 6 dasselbe.

			Darm mässig gefüllt. Futter zu allen dreien zugesetzt.
5. Juli, Vorm.,	Fortsetzung zu 40.		Ausgekrochen sind 6 junge W. und 4 M. Kein Ei mehr zu sehen. Futter zugesetzt.
	5 h Nachm.		4 W. mit deutlichem Dotterstock, 1 W. ohne deutlichen Dotterstock. 1 W. mit Ei, 1 w. Ei frisch gelegt.
6. Juli,	10 h Morg.,	19° C.	6 W. mit Ei, Futter gut; 27 w. Eier. Futter zugesetzt. Unter meinen Augen kriecht ein W. aus. Es sind noch 4 M. lebend im Präparat. Futter zugesetzt.
7. Juli,		19° C.	(Ueber Nacht 19° C. constant.) 6 W. mit Ei, 52 w. Eier. Viele junge W. Futter gut. Die alten 6 W. mit Ei und die Sommereier entfernt. Es bleiben W. aller Grössen bis zu solchen mit gut sichtbaren Dotterstöcken zurück. Gutes Futter.
8. Juli,	8 h Morg.,	22° C.	W. mit und ohne Ei, w. u. m. Eier; kein Dauerei. Darm der Thiere leer trotz des zugesetzten Futters.
9. Juli,	8 h 30 Morg.,	24° C.	W. ohne Ei. Absoluter Hunger, trotzdem Futter im Präparat vorhanden ist; das Futter kann aber nicht losgearbeitet werden. M. frei, einige w. und m. Eier. 8 Dauereier, ca. 100 W.

Nro. 41.

I.	2. August,	11 h,	20° C.	1 W. mit Ei aus 15° in 20° C. Der Darm des Weibchen ist prall gefüllt, besser, als in einem Thier, das bei höherer Temperatur an diesem Tage beobachtet wurde. Gutes Futter zugesetzt.
		4 h 50		W. mit Ei entfernt; zurück bleiben drei, seit 11 h frisch gelegte Eier.
II.	3. August,	9 h,	20° C.	3 W., 0,38 mm lang. Das Futter liegt fest. Die Euglenen sind meist rund. Darm der Hydatinen fast leer. Das Futter wird aufgewirbelt.
	4. August,	9 h,	20° C.	3 W. mit undeutlichem Ei, Futter mangelhaft. Noch kein Ei abgesetzt. Gutes Futter zugeschüttet.
III.	5. August,	8 h 50,	19° C.	Darm der drei alten W. bis zum After gefüllt. 8 junge W., theils 0,3 mm, theils 0,38 mm lang. 27 w. Eier.

6. August, 9 h 35, 19° C. 18 W. mit Ei, 33 w. Eier. W. mit grossen Dotterstöcken und kleine W. Darm kelchförmig gefüllt.

7. August, 10 h 20, 19° C. Die ersten m. Eier gesehen. Hunger. Futter zugesetzt.

8. August, 19° C. Darm der Thiere leer. Ueber 200 Sommereier. Mit Sicherheit aber kaum 10 m. Eier darunter. Viele W. mit und ohne Ei. Kein M.

Nro. 42.

2. August, 11 h, 20° C. 5 W. mit Ei aus 15° in 20° C. Der Darm der W. ist prall gefüllt, wie bei dem in 58. Gutes Futter zugesetzt.

5 h W. mit Ei. 18 w. Eier. Futter zusammengeballt. Darm der Thiere gut gefüllt.

3. August, 9 h 10, 20° C. 5 W. mit Ei, 17 W. 0,3 bis 0,38 mm lang. 25 w. Eier. Darm der W. mässig gefüllt. Euglenen rund.

4. August, 9 h, 20° C. 5 W. mit Ei. W. ohne Ei aller Grössen und 22 w. Eier. Wenig Futter zugesetzt.

5. August, 9 h, 19° C. 35 W. mit Ei, sicher 7 W. mit m. Ei darunter, frisch ausgekrochene W.; 120 w. und 30 m. Eier. Kein freies Männchen. Darm der W. kelchförmig gefüllt.

Nro. 41 und 42 sind aus 15° in 20° C. um dieselbe Zeit gebracht worden. In 41 war 1 W., in 42 waren deren 5. In 41 traten die ersten kleinen Eier am 7. August auf, in 42 schon am 5. August. Vergleicht man die in 41 und 42 gelegten Eier, so legt in 41 jedes W. pro Tag 12 Eier (siehe 5. Aug.), in 42 aber nur 4—5 Eier. Wäre die Temperaturerhöhung die wahre Ursache für das Auftreten der Männchen, so hätte selbstverständlich auch in 41 schon am 5. August m. Eier und M. gefunden werden müssen.

Nro. 43.

2. August, 4 h 50, 20° C. Das W. mit Ei aus Nro. 41 in gutes Futter gebracht.

3. August, 9 h, 20° C. 1 W. mit Ei, 9 w. Eier. Futter gut. Darm des Thieres mässig gefüllt.

10 h 7 Zurück auf dem Objectträger bleiben 9 w. Eier, das alte W. wird nach 44 gebracht.

4. August, Vorm., 20° C. 4 W. mit grossen, 5 W. mit mittelgrossem Dotterstock. Darm der Thiere gut gefüllt. Kein Futter zugesetzt.

5. August, 9 h 15 19° C. 5 W. mit w., 4 W. mit m. Ei, 13 m. 20 w. Eier und 2 frisch ausgekrochene W. Darm der Thiere fast leer.

Aus der Zahl der Eier geht deutlich hervor, dass die kleine Eier legenden W. später legereif geworden sind, als die grosse Eier legenden W. In 41 war am 4. August gutes Futter zugesetzt worden, in 43 dagegen kein neues Futter.

Nro. 44 ist im Ganzen um 1 Tag gegen 43 zurück. Während aber in 44 am 8. August sicher M. beobachtet wurden, lässt sich von 43 nur mit Gewissheit aussagen, dass sich im Präparat am 5. August kleine Sommereier gefunden haben. Der Versuch ist somit zu früh abgebrochen worden.

Nro. 44.

Das aus 41 am 2. August um 4 h 50 entfernte W. legt bis zum 3. August 10 h 7 Min. 9 grosse Eier bei einer Temperatur von 20° C. und wird dann in dies neue Aquarium gebracht.

I. 3. August, 10 h 7, 20° C. 1 W. mit Ei. Gutes Futter zugesetzt.

4. August, 8 h 10, 20° C. Das alte W. gebläht ohne Ei, Darm ganz leer. Das ganze Thier durchsichtig.

1 W. 0,45 mm, 1 W. 0,3 mm lang, mit wenig Futter im Darm; 2 w. Eier. Gutes Futter zugesetzt.

II. 5. August, 9 h 8, 19° C. 1 W. mit Ei, 2 w. Eier, 3 W. mit mittelgrossem Dotterstock. Darm der Thiere kelchförmig gefüllt.

6. August, 9 h 40, 19° C. 4 W. mit Ei, 4 junge W., 13 w. Eier. Darm der W. kelchförmig. Futter mangelhaft. Die vier W. zweiter Generation haben also alle w. Nachkommen.

7. August, 10 h 17, 19° C. 9 W. mit Ei, darunter sicher eins mit m. Ei. Darm der Thiere mässig gefüllt. 19 W. ohne Ei aller Grössen. Kein freies M., 26 w., 3 m. Eier. Futter zugesetzt. Die kleinen Eier sind bei schlechter Ernährung von W. der dritten Generation gelegt.

8. August, 11 h 20, 19° C. Im Ganzen 105 Thiere, darunter 35 eierlegende W. von denen 9 grösser sind als die übrigen eierlegenden; die grösseren W., haben schon gestern Eier gelegt. Das stimmt mit früheren Beobachtungen. Die Thiere fangen an Eier zu legen, bevor sie ihre ganze Körpergrösse erreicht haben. Neben den W. freie M., m. und w. Eier.

Nro. 45.

11. Juni, 21° C. 1 W. kriecht aus einem Dauerei, das am 7. Mai gelegt, am 18. Mai eingetrocknet und am 5. Juni in sauerstoffhaltigem Wasser wieder aufgeweicht war. Als Euglenen zugesetzt wurden, wirbelte sich das W. sofort den Darm voll.

12. Juni, 8 h, 20° C. 1 W. mit Ei, 3 w. Eier.

9 h 1 W. mit Ei, 1 frischausgekrochenes W., 2 w. Eier. Das alte W. wird entfernt.

13. Juni, 20° C. 1 W. mit Ei, 2 junge W., alle drei Thiere voll gefressen.

14. Juni, 20° C. 3 W. mit Ei, 5 junge W., 5 w. Eier.

Also haben alle drei von dem ursprünglichen Thier stammenden W. w. Nachkommen.

Nr. 46.

Das aus dem Dauereier stammende W. hatte in Nro. 45 w. Eier gelegt und wird am 12. Juni isolirt aus 20° C. in 13—14° C. gebracht.

12. Juni, 13—14° C. W. mit Ei. Futter zugesetzt.

13. Juni, 20° C. W. mit Ei, 3 w. Eier nach 20° C. zurück.

14. Juni, 23° C. 2 W. mit Ei, 5 junge W., 10 w. Eier. Das alte aus dem Dauerei stammende W. entfernt.

15. Juni, 24° C. 20 W. mit Ei, junge W., 19 w. Eier.

16. Juni, 24° C. Nur W. u. w. Sommereier.

Der Versuch zeigt, dass von den W. der zweiten Generation nur wieder W. abstammen, trotzdem in der Kälte bei 13—14° C. nur drei Eier gelegt waren. Während des Versuchs war täglich frisches Futter zugesetzt worden.

Nro. 47.

19. Juni, 25° C. 1 W. m. w. Ei. Futter zugesetzt.

20. Juni, 23,5° C. 1 W. m. w. Ei, 7 junge W., 10 w. Eier in verschiedenen Stufen der Entwicklung, ungefurcht bis zum wimpernden Embryo vorgeschritten. Gutes Futter zugesetzt.

21. Juni, 21° C. 1 W. mit Ei, 12 W. ohne Ei, 3. w. Eier. Futter zugesetzt.

22. Juni, 21° C. 9 W. mit Ei, 20 w. Eier.

Nro. 48.

11. Juli, 12 h 35, 23° C. 2 W. mit w. Ei nahe der Kloake.

12. Juli, 8 h 45, 24° C. 2 W. mit Ei, 4 junge W. mit eben sichtbarem Dotterstock, 12 w. Eier. Futter zugesetzt. Die beiden alten W. entfernt.

13. Juli, Vorm., 24° C. 16 W. mit Ei, 4 W. mit grossem Dotterstock. 43 Sommereier, die meisten 0,13 : 0,1 mm, 3 Stück 0,1 mm; einige durchsichtig mit wimperndem Embryo, andere frisch gelegt oder in den Zwischenstadien der Entwicklung.

14. Juli, 10 h 35, 23° C. 2 W. mit Ei, viele mittelgrosse W. ohne Ei, frisch ausgekrochene W. und ungefähr 150 w. Eier. Futter zugesetzt.

15. Juli, Vorm., 25° C. Lebende M. gesehen und 298 w. nebst 32 m. Eiern gezählt. W. mit Ei und in allen Grössen d. h. unter 0,6 mm ohne Ei.

Trotz der hohen Temperatur treten erst, als die Zahl über 20 gestiegen ist, m. Eier legende W. auf.

Nro. 49.

22. September, 9 h 45, 20° C. 14 W., darunter 8 mit Ei. Darm birnförmig gefüllt. Wenig Futter zugesetzt.

4 h 15 1 W. mit grossem Dotterstock gebläht, todt. 10 W. mit Ei, 3 W. mit grossem Dotterstock, 6 w. frisch abgesetzte Eier. Darm der Thiere schwach gefüllt. Gutes Futter zugesetzt.

23. September, 10 h 10, 18° C. 12 W. mit Ei, 1 W. mit Ei abgängig. Darm mässig gefüllt. 36 w. Eier, 5 frisch ausgekrochene W.

11 h 35, 18° C. Wie vorher, nur jetzt 37 w. Eier. Futter zugesetzt.

24. September, 9 h 30, 16° C. 12 erwachsene W. mit Ei entfernt. Zurück bleiben 14 W. ohne Ei. Dotterstöcke klein bis mittelgross. Darm birnförmig gefüllt. 38 w. Eier. Futter zugesetzt.

25. September, 9 h 30, 15° C. 10 W. mit Ei und jüngere W., 11 w. Eier. Darm der Thiere mässig gefüllt. Kein Futter zugesetzt.

26. September, 10 h 7, 14° C. Mehr als 30 eierlegende W. Darm schlecht gefüllt. 45 weichschalige Eier, darunter 4 kleine. Das Futter liegt fest, wird aufgewirbelt.

27. September, 11 h 7, 14° C. Lebende M. in Begattung gesehen. Neues Futter zugesetzt.

28. September, 9 h 30, 15° C. Ungefähr 40 eierlegende W. und andere W. aller Grössen, lebende M. 163, Sommereier, davon 90 sicher w., 30 sicher m., der Rest nicht auf das Geschlecht zu bestimmen. Futter mässig.

29. September, 10 h 50, 15° C. Lebende M. im Präparat. Kein Dauerei vorhanden. Darm der W. fast leer.

Nro. 50.

24. September,	10 h 35, 16° C.	2 junge W. mit birnförmig gefülltem Darm und eben sichtbarem Dotterstock. Futter zugesetzt.
25. September,	10 h, 15° C.	2 W. mit grossen Dotterstöcken. Darm gut gefüllt. Futter mässig. Kein neues Futter zugesetzt.
26. September,	9 h 15, 14° C.	2 W. mit Ei, Darm prall gefüllt. 1 junges W., 8 w. Eier in verschiedenen Stadien der Entwicklung. Das junge W. und die 8 Eier entfernt. Futter zugesetzt. 1 W. mit Ei entfernt.
27. September,	10 h 30, 14° C.	1 W. mit Ei. 1 W. 0,38 mm lang; 1 W. frisch unter den Augen auskriechend. 6 Eier in verschiedenen Stadien der Entwicklung. Futter gut, Darm des W. voll. Legeziffer 8 in 25 Stunden.
28. September,	10 h 30, 15° C.	1 W. mit Ei, Darm prall gefüllt. 10 jüngere W. ohne Ei, 13 w. Eier. (23−8=15 Legeziffer.) Bei gleicher Temperatur legen 5 zusammen gehaltene W. nur 4,5 Eier pro Tag.
30. September,	9 h 30, 15° C.	17 eierlegende W. Darm prall gefüllt. 82 w. Eier. Kein Futter zugesetzt, aber von den Eiern 30 Stück in kleinen Portionen mit Futter nach höherer Temperatur gebracht.
1. October,	9 h 45, 16° C.	Von den Eier 50 Stück in eine Temperatur von 25° C. mit gutem Futter. Zurück das alte W., 0,76 mm lang, mit krümeligen Massen in der Bauchhöhle ohne Ei und 28 eierlegende W., jüngere W. und nur w. Eier. Von diesen bleiben 27 Stück zurück. Junge W. nicht gezählt. Futter zugesetzt. Noch kein M. gesehen.
2. October,	9 h 15, 16° C.	Nur W. mit gut gefülltem Darm und viele w. Eier. Kein Futter zugesetzt.
4. October,	11 h 5, 18° C.	Hungerkolonie. Kein M., kein sicher m. Ei, viele w. Eier.
5. October,	12 h, 19° C.	Inhalt in eine grosse Schale. Futter zugesetzt, wie es dem Schaleninhalt entspricht.
6. October,	9 h 30, 19° C.	Alle Thiere gut gefüttert. Viele w. Sommereier, kein M., kein m. Ei. Neues Futter zugesetzt.

7. October, 9 h 45 17° C. Dasselbe wie gestern, nur Darm der jungen W. leer, der der älteren mässig gefüllt. Gutes Futter zugesetzt.
8. October, Keine m. Eier oder M.

Ein Vergleich mit Versuch f aus Nro. 25 zeigt, wie die Temperatur nicht in der Weise auf die Geschlechtsentwicklung einwirken kann, dass die bei niederer Temperatur gelegten Eier vorzugsweise zu w. eierlegenden Müttern sich entwickeln. Während in dem Versuch 50 bis zum 8. October kein einziges M. auftrat, lieferte die Weiterentwicklung von 45 w. Eiern, die dem Aquarium 50 am 1. October entnommen wurden, bei der höheren Temperatur von 24 bis 28° C. im Versuch Nro. 25 schon am 2. October m. Eier. Dass aber die Ernährung von Einfluss ist, zeigt die Uebertragung der für den engen Raum einer Mulde im Objectträger zu gross gewordenen Zahl von Thieren und Eiern in eine grosse Schale mit Zusatz entsprechender Futtermengen und die nach der Uebertragung wieder auftretende Vermehrung. Dass trotz des Hungers in Nro. 50 am 6. October keine M. auftraten, liegt daran, dass, wie durch besondere Versuche gezeigt werden kann, in einer Hungercolonie grade die jüngeren W. zuerst zu Grunde gehen.

51^2.

21. Juli, 25° C. Aus 51 2 W. mit w. Ei um 8 h Morg. in das neue Aquarium gebracht und gut gefüttert. 4 h 55 Nachm. Die beiden W. mit Ei und 2 w. Eier.

Die Eier sind abgefurcht und bleiben auf dem Objectträger mit reichem Futter zurück. Die beiden W. werden getödtet und entfernt. Die Eier sind bei hoher Temperatur gelegt; die daraus entstehenden W. legen trotz sinkender Temperatur w. Eier.

22. Juli, 8 h Morg. 25° C. über Nacht gleichmässig bei geschlossenem Fenster. 2 junge W. Darm mässig gefüllt, Dotterstöcke bei Zeiss a, Ocular 2 noch nicht sichtbar. Futter aufgewirbelt und neues zugesetzt.
23. Juli, 8 h Morg., 22—23° C. 2 W. mit w. Sommereiern, 6 w. Eier. Das eine W. nach 51^3, das andere nach 51^4. Auf 51^2 zurück 3 w. Eier, nach 51^5 3 andere.
10 h Noch kein Embryo ausgekrochen. 1 h noch kein Embryo ausgekrochen. Futter zugesetzt.

	4 h 30 Nachm.		1 W. ausgekrochen 0,3 mm lang, wenig Grün im Darm: hat also schon gefressen. Futter aufgewirbelt.
24. Juli,	9 h 10 Vorm.,	23° C.	3 ausgekrochene W. (1 mittelgrosses, 2 kleine.) Darm enthält wenig Futter. Futter liegt fest, wird aufgewirbelt. Neues Futter wird zugesetzt. 4 h 30 1 W. mit Sommerei, 2 mittelgrosse W. Dotterstock mittelgross. Noch kein Ei abgesetzt. Neues Futter zu. Altes aufgewirbelt.
25. Juli,	9 h 30 Morg.,	24° C.	3 W. mit Sommerei, 6 w. Eier, Darm der W. trotz des Futters fast leer. Neues Futter zugesetzt.
26. Juli,	10 h 25 Morg.,	24° C.	3 W. mit Ei. 20 w. Eier. 7 frisch ausgekrochene W., 1 etwas grösseres darunter. Alle Thiere haben schwach gefüllten Darm. Die alten W. entfernt, ebenso alter Schleim, es bleiben zurück 15 w. Eier und 3 eben ausgekrochene W. Gutes Futter zugesetzt.
27. Juli,	10 h,	24° C.	Trotz des guten Futters nur 1 W. mit Ei. 7 W. von der Grösse frisch ausgekrochener. Darm aller Thiere leer. Kein Ei abgesetzt; kein freies Ei vorhanden. Frisches Futter zugesetzt.
28. Juli,		23° C.	Hunger, Darm fast leer. 8 W., 5 w. Eier. Viel festliegendes Futter aufgewirbelt.
29. Juli,		10° C.	Colonie ausgestorben. Euglenen zu Kugeln zusammengeballt.

51[3].

23. Juli,	8 h Morg.,	22° C.	1 W. mit Ei aus 51[2].
	10 h 10		1 W. mit Ei, kein Ei frei. Darm voll, Futter gut.
	12 h 5		2 Eier abgesetzt; 1 frisch, das andere 3—4 mal gefurcht. Ei im W.
	1 h Nachm.		3 Eier abgesetzt. Ei im W. Futter zu. Temperatur 23° C.
	4 h 30		4 Eier abgesetzt. Ei im W. Futter gut.
24. Juli,	9 h 15 Vorm.,	23° C.	1 W. mit Ei, 5 frisch ausgekrochene W. (5 leere Eischalen gesehen.) 2 Eier mit wimperndem Embryo, 3 mit seitlicher

Einbuchtung des Embryo, 2 frisch abgesetzte Eier. Sa. 12 Eier seit gestern 10 h. Darm der jungen W. leer. Futter zugesetzt.

25. Juli, Vorm. 24° C. Hunger in der Colonie! Das alte W. mit Ei, 8 w. Eier. 15 W. mit leerem Darm. 5 davon 0,38 mm, die andern 0,3 mm lang. Neues Futter zu.

4 h 30 Nachm. 1 altes W. mit Ei. 3 frisch abgesetzte Eier vom alten W. Die jungen W. noch nicht mittelgross, Darm nur sehr mässig gefüllt. Altes Futter aufgewirbelt. Alle am 24. Juli zugesetzten Euglenen backen in Form eines Meniscus am Rande der Mulde zusammen.

26. Juli, 24° C. Trotz des reichen Futters Hunger, da die Thiere die Nahrung nicht aufwirbeln können. Nur 5 w. Eier, 1 altes W. mit Ei. Das alte W. mit w. Ei entfernt, ebenso alter Schleim. Es bleiben zurück 8 W., von denen keines grosse Dotterstöcke hat. 5 w. Eier. Gutes Futter zugesetzt. Das Futter wird zugesetzt, bevor Dotterstöcke grösser geworden sind.

27. Juli, 24° C. 2 frisch abgesetzte w. Eier, eins abgefurcht, sieht körnig aus. 1 etwa 8 mal gefurcht. 5 W. mit Ei, 5 kleinere (3 mittelgrosse, 2 kleine) W. Futter zugesetzt.

28. Juli, 11 h 50 Vorm., 23° C. 8 W. mit Ei. 21 w. Eier. 0,13 : 0,12 und 0,12 : 0,1 mm. Darm der W. fast leer. Euglenen kuglig. Es ist nur wenig Futter noch im Präparat.

51[4].

23. Juli, 8 h Morg. 1 W. mit Ei aus 51[2].

10 h 15, 22° C. 1 w. Ei frisch abgesetzt. Kern nicht mehr sichtbar, erste Furche noch nicht vorhanden. Im alten W. grosses Ei nahe der Kloake. Darm voll. Futter gut.

11 h Ei mehrfach gefurcht.

12 h Das zweite Ei schon einmal gefurcht. Im W. neues Ei nahe der Kloake. Das ältere Ei zeigt hufeisenförmige Zone kleiner Zellen um grössere, die von einem Pol der Längsaxe her sich in die Oeffnung des Hufeisens erstecken. Diese Zellen grösser und dotterreicher als die des Hufeisens.

23. Juli,	1 h,	23° C.	Das 3. Ei gelegt. Futter zugesetzt.
	4 h 35		5 Eier gelegt. Ei im Thier. Das W. nach 51^6 mit Futter.
24. Juli,	9 h 40		5 mittelgrosse W. Dotterstöcke gut sichtbar, noch nicht gross. Darm mässig gefüllt. Gutes Futter zugesetzt. 12 h 40 noch kein Ei sichtbar.
	4 h 15		1 W. mit noch mattem Ei und 4 W. mit grossen Dotterstöcken. Futter aufgewirbelt. 5 h 30 unverändert.
25. Juli,	8 h 40,	24° C.	5 W. mit Ei. Darm voll, 22 w. Eier. Futter aufgewirbelt.
	10 h 55		5 W. mit Ei, 1 frisch ausgekr. W., 26 w. Eier. Die alten W. entfernt. Altes Futter aufgewirbelt; kein neues Futter zugesetzt.
	5 h 30		Nur 1 mittelgrosses W. mit gut gefülltem Darm, der der anderen ausgekrochenen W. fast leer.
26. Juli,		24° C.	1 frisch abgesetztes w. Ei, sonst nichts von Eiern frei. 1 W. von der Grösse frisch ausgekrochener, 1 mittelgrosses. Im Ganzen 26 W., davon dann bei etwa 10 in der Gegend der Geschlechtsdrüse weisse Fleckchen mit der Lupe sichtbar; also Beginn der Eibildung. Bei den übrigen 14 W. Dotterstock gross, keine Eier. Neues Futter zugesetzt.
27. Juli,		24° C.	100 w. Eier, 19 W. mit Ei. 60 frisch ausgekrochene W., 0,3 bis 0,37 mm lang. Darm bei allen Thieren mässig gefüllt. Bewegungen lebhaft. Abgetödtet und gezählt. Im Aquarium noch zahlreiche gestreckte, nicht runde oder eingekapselte Euglenen.

51^5 aus 51^2.

23. Juli,	8 h Vorm.,	22° C.	3 w. Eier aus 51^2.
	10 h Vorm.		3 w. Eier. 1 h Futter zu. Noch kein Embryo ausgekrochen.
	4 h 40		1 junges eben ausgekrochenes W. mit wenig Euglenen im Darm.
24. Juli,	9 h 38,	23° C.	3 W. mit grossem Dotterstock. Darm gefüllt, noch kein Ei sichtbar. Entwicklung in den 3 Thieren gleich weit. Unterschiede nicht sichtbar. Gutes Futter zugesetzt. Thiere weiter entwickelt als in 51^4.
	4 h 10		3 W. mit Ei, 3 ältere abgefurchte w. Eier. 2 frisch gelegte w. Eier. W. getödtet. Futter aufgewirbelt.
25. Juli,	8 h 45,	24° C.	3 W. mit deutlichem Dotterstock, 2 kleinere W. Darm voll. Futter aufgewirbelt.

5 h Nachm. 3 W., 0,45 mm lang, mit grossem Dotterstock, 2 kleinere 0,38 mm lang. Noch kein Ei. Neues Futter zugesetzt und das alte aufgewirbelt.

26. Juli, 24° C. 5 W. mit Ei, 28 w. Eier. Die W. entfernt. Gutes Futter zu. Den alten Schleim aus dem Wasser entfernt. Es bleiben 22 w. Eier zurück.

27. Juli, 11 h 10, 24° C. 9 frisch abgesetzte w. Eier. 16 W. mit Ei, 3 ohne Ei, aber grosse Dotterstöcke (3 alte Eier nicht ausgekrochen). Sehr gutes Futter zu. Darm aller Thiere gefüllt.

4 h 32 Darm aller Thiere gefüllt. 19 W. mit Ei, 50 frisch abgesetze w. Eier.

51^6 aus 51^4.

23. Juli, 4 h 35, 22° C. 1 W. mit Ei aus 51^4. Futter zugesetzt. Das W. hatte in 51^4 schon w. Eier gelegt.

24. Juli, 9 h 30, 23° C. 1 W. mit Ei, 2 frisch ausgekrochene W. Darm mässig gefüllt. 7 ältere Eier, 3 frisch abgesetzte w. Eier; in 17 Stunden hat das alte W. also 12 Eier gelegt. Das alte W. nach 51^{7a}). 5 Eier nach 51^{8b}), 2 Eier nach 51^{9c}) (Summa 7); in 51^{6d}) bleiben zurück 2 junge W. ohne Ei, 2 ältere Eier, 1 frisch gelegtes Ei (Summa 5); = 12 wie oben. Frisches Futter zugesetzt.

4 h 20 sind vorhanden 4 W. und 1 durchsichtiges Ei mit wimperndem Embryo. Die W. messen 0,38 mm, ihr Dotterstock ist deutlich und mittelgross. Futter aufgewirbelt und neues Futter zugesetzt.

25. Juli, 8 h 40, 24° C. 1 W. mit w. Ei, 3 W. mit m. Ei, 1 W. mit grossem Dotterstock, 3 w. und 8 m. Eier. Das Futter liegt fest und wird nicht aufgewirbelt.

11 h 47 3 w. und 16 m. Eier, sonst wie vorhin. Neues Futter zugesetzt.

12 h 15 Das W. mit w. Ei entfernt.

5 h 32 4 W. mit m. Ei, 37 m. Eier, 2 M. frei, 4 w. Eier.

26. Juli, 9 h 30, 24° C. 4 W. mit w. Ei, viele M., 62 m. Eier, darunter auch von 0,12 : 0,09 mm Durchmesser. 2 W. mit grossem Dotterstock, 2 junge W.

Die 4 grossen W. mit Ei werden nach 51^{10}, 51^{11},

---

a) 2 W. mit w. Gelege, — — —
b) 1 „ „ „ „ 4 W. mit m. Gelege.
c) — — — 2 „ „ „ „
d) 1 W. mit w. Gelege, 4 „ „ „ „

4 W. mit w. Gelege, 10 W. mit m. Gelege.

51^{12}, 51^{13}a) jedes für sich isolirt, in 51^{11} und 52^{12} je ein junges W.b) aus 51^{6} dazu, sodass in 51^{6} nur 2 W. mit grossem Dotterstock, die M. und m. Eier zurückbleiben. Neues Futter zugesetzt.

12 h 35 — Darm der W. mässig gut gefüllt; sonst wie angegeben.

3 h 5 — 2 W. mit Ei im Uterus; kein frisches Ei abgesetzt; sonst wie vorhin.

27. Juli, 9 h, 24° C. — Viele M. und noch 6 m. Eier. 2 W. mit Ei und 9 w. Eier. Gutes Futter zugesetzt. Die W. nach 51^{15}a) und 51^{16}a).

4 h 25 — Viele lebende M., 1 frisch ausgekrochenes W., das noch von Dotterresten in seinen Zellen leicht körnig aussieht, gefunden und seine Begattung mit einem M. beobachtet. Viel gutes Futter auf dem Objectträger.

28. Juli, 8 h 30, 23° C. — constant über Nacht, sinkt über Tag auf 21° C. 3 W. mit grossem Dotterstock, 0,45 mm lang; freie M. Futter gut und von Neuem aufgewirbelt.

12 h — 1 W. mit w. Ei, 2 W. mit grossem Dotterstock. Futter gut. Darm der Thiere voll. Futter frisch aufgewirbelt.

4 h — 3 W. mit matt schimmerndem Ei, 1 W. ca. 0,38 mm lang, lebende M., kein Ei frei. Darm gefüllt. Futter aufgewirbelt.

5 h 25 — 3 W. mit Ei, 1 w. Ei (0,15 : 0,12 mm) grob gefurcht; M. und das jüngere W.; Futter aufgewirbelt. Darm der alten W. prall, der des jungen W. mässig gefüllt. Die M. lebhaft. Aus den als w. angesprochenen Eiern sind demgemäss nur 4 Stück Embryonen ausgekrochen; ob die anderen 5 etwa zu Grunde gegangen, oder ob sie vielleicht m. Eier waren, lässt sich nicht entscheiden, da genaue Angaben über ihre Grösse fehlen, und die Zahl der m. Eier und der M. nicht controlirt wurde. Die vier ausgekrochenen W. haben aber begattet werden können; die Copulation des jüngsten wurde direkt beobachtet.

29. Juli, 9 h 15, 20° C. — 3 W. mit Ei 0,76 mm, 1 W. mit Ei 0,6 mm lang, 2 W. mit mehr als mittelgrossem Dotterstock, 1 kleines W.; 23 w. Eier, lebende M. Darm aller W. gefüllt. Die 4 eingelegten W. und die beiden mit grösserem Dotterstock werden isolirt. Die 4

---

a) 51^{10} m. Gelege, 51^{12} m. Gelege, 51^{15} m. Gelege; 51^{11} m. Gelege, 51^{13} m. Gelege, 51^{16} w. Gelege.

b) Legen beide Dauereier.

W. mit Ei legen bis Nachmittags 5 h 10 noch 16 w. Eier bei gutem Futter. Es sind somit trotz des Vorhandenseins von M. und trotz der bei einem W. beobachteten und bei allen wahrscheinlich erfolgten Begattung keine Dauereier gebildet worden. Die eierlegenden W. entwickelten sich aus Eiern, die bei hoher Temperatur gelegt waren; sie legen alle w. Eier während die Temperatur sinkt. Im Aquarium bleiben zurück 1 junges W. und 20 w. Eier.

5 h 10 — Davon sind 7 W. ausgekrochen: Darm mässig gefüllt. Gutes Futter zugesetzt. Grösse der Thiere: 1 Exemplar 0,38 mm, 6 Exemplare 0,3 mm lang.

30. Juli, 8 h 5, 20° C. — 2 W. mit Ei und W. mit grossem Dotterstock, 2 W. 0,38 mm lang. Darm aller Thiere gefüllt. Gutes Futter zugesetzt; kein Ei.

4 h — 2 w. Eier frisch abgesetzt. Darm der Thiere gefüllt. Das Futter aufgewirbelt.

31. Juli, 4 h 30, 20° C. — 14 W. mit Ei, 60 w. Eier. Darm der Thiere prall gefüllt.

1. August, 10 h, 20° C. — 14 W. mit Ei und viele andere ohne Ei in allen Grössen; nur w. Sommereier. Darm der W. prall gefüllt.

51^7 aus 51^6.

24. Juli, 10 h, 23° C. — Das alte W. mit Ei aus 51^6. Gutes Futter zugesetzt.

4 h 50 — Das alte W. todt. 4 w. Eier, zwei davon in den ersten Stadien der Furchung, die anderen beiden zeigen die inneren dotterreichen Zellen schon von hellem Ectoderm umwachsen.

25. Juli, 8 h 15, 24° C. — 2 W., 0,35 mm lang, mit kleinem Dotterstock; Futter im Darm. Das alte Futter aufgewirbelt.

11 h 45 — 2 W., ihr Dotterstock gewachsen, Darm mässig voll. Neues Futter zugesetzt.

12 h 18 — Wie vorhin.

5 h 32 — Die W. haben grossen Dotterstock und messen in der Länge 0,45 mm. Der Darm ist gefüllt.

26. Juli, 9 h 50, 24° C. — 1 W. mit grossem, 1 W. mit kleinem Ei, 1 eben ausgekrochenes W., 8 w. Eier, 1 kleines Ei. 1 W. mit Ei isolirt[a]); es zeigt sich, dass beide alten W. w. Eier legen. Neues Futter zugesetzt.

27. Juli, 9 h, 24° C. — Das zurückgebliebene alte W. mit Ei, 0,76 mm lang, herausgefangen[b]). 6 W. mit Ei, 0,6 mm lang, nach 51^{18}; es bleiben zurück 10 W., mittel-

a) nach 51^{14}; b) nach 51^{17}.

grosse W., 0,4—0,45 mm lange und 2 frisch ausgekrochene W., 13 w. Eier. Gutes Futter zugesetzt.

4 h 30 — 6 W. mit grossem Ei, kein Ei frei; mittelgrosse und kleine W. Futter zusammengeballt, viele Euglenen eingekapselt; kein neues Futter zugesetzt.

28. Juli, 11 h 25, 23° C. — Der Darm der Thiere war ganz schwach gefüllt, Bewegungen der Thiere träge, 1 frisch ausgekrochenes M. neben den W. mit und ohne Ei. 5 m. Eier, 21 w. Eier.

Die Zahl der Eier spricht für Hunger in der Colonie. Vergl. 51^{14} und 51^{17}, Abkömmlinge desselben W., von dem auch die Thiere vom 28. Juli in 51^{7} stammen. In 51^{14} und 51^{17} treten keine M. auf.

51^{8} aus 51^{6}.

24. Juli, 9 h 30, 23° C. — 5 w. Eier mit gutem Futter.

12 h — 1 frisch ausgekrochenes W., 1 Ei mit wimperndem Embryo, 2 abgefurchte Eier gefunden.

4 h 55 — 1 W. mit kleinem Dotterstock, 1 frisch ausgekrochenes W., 2 Eier; in einem Ei deutlich wimpernder Embryo. Das Futter aufgewirbelt.

25. Juli, 8 h 15, 24° C. — 2 W. mit Ei, 3 W. mit grossem Dotterstock, kein Ei frei, Darm der W. mittelvoll. Futter aufgewirbelt.

10 h 30 — 3 W. mit, 2 ohne Ei. 4 Sommereier. Neues Futter zugesetzt.

12 h 20 — Dasselbe. 5 Sommereier.

5 h 40 — 4 W. mit m., 1 W. mit w. Ei, 21 m. Eier, 3 w. Eier.

26. Juli, 9 h 45, 24° C. — Die W. wie gestern, dazu 3 kleine W. mit wenig Futter im Darm. Viele freie M. Neues Futter zugesetzt.

27. Juli, 9 h, 24° C. — 4 ältere W. von 0,76 mm Länge herausgefangen. Alle diese W. trüb, abgängig, ohne Ei. Zurück bleiben: 6 W. mit Ei und W. mit grossen und kleinen Dotterstöcken. Viele M.; 12 w. Eier, darunter auch frisch gelegte (also von den jungen W.) und 6 m. Eier. Gutes Futter zugesetzt.

27. Juli, 5 h 50, 24° C. — W. mit und ohne Ei, viele M., w. und m. Sommereier. 1 Dauerei.

28. Juli, 9 h, 23° C. — W. mit grossen und kleinen Sommereiern, W. mit Dauereiern gesehen; ausserdem freie M., m. und w. Sommereier und Dauereier. Futter gut, Darm der W. gefüllt.

In der Leibeshöhle eines um 11 h nach 51^{20} isolirten W. mit Ei im Uterus wurden Spermatosomen mit gekrümmtem Kopf gesehen. Nachmittags 4 h hatte das Thier ein w. Sommerei abgesetzt, obwohl es ganz sicher begattet war.

Ein anderes W. nach 51^{21} um 11 h isolirt, hat 12 h 40 ein Dauerei abgesetzt.

Ein drittes nach 51^{22} um 11 h isolirtes W. hat um 12 h 40 sein Dauerei noch nicht abgesetzt.

51^{9} aus 51^{6}.

24. Juli,	9 h 30, 23° C.	2 w. Eier aus 51^{6} mit gutem Futter.
	12 h	2 w. Eier.
	4 h 58	2 eben ausgekrochene W.; Darm gefüllt. Futter aufgewirbelt.
25. Juli,	8 h 30, 24° C.	1 W. mit Ei; 1 W. mit grossem Dotterstock. Darm gefüllt. Futter aufgewirbelt.
	10 h 40	2 W. mit Ei. Das alte Futter liegt fest. Neues Futter zugesetzt.
	5 h 50	2 W. mit Ei, 2 Eier 0,106 mm, 8 Eier 0,09 mm.
26. Juli,	9 h 45, 24° C.	2 W. mit Ei, 13 freie M.; 1 Ei 0,106 mm; 34 Eier 0,09 mm Legeziffer pro Tag = 28,5.
27. Juli,	9 h, 24° C.	2 W. am Absterben. Viele freie M., 3 m. Eier mit reifen Embryonen. Die M. mit Hoden in allen Stadien der Samenfadenentwicklung, von Zellen bis zu reifen beweglichen Fäden.

Also haben beide W. nur M. erzeugt.

Die Embryonen sind am 24. Juni zwischen 12 und 5 h ausgekrochen und müssen am folgenden Tage bald nach 11 h ihr erstes Ei gelegt haben. Bis 6 h legen sie 10 Eier. Nach Maupas legt bei 24° C. ein W. ungefähr jede Stunde ein Ei, sodass diese W. mindestens innerhalb 20 Stunden nach dem Auskriechen legereif geworden sind. Die W. haben in diesem Versuch nur 3 Tage gelebt und an 2 Tagen Eier gelegt. Legeziffer für die Zeit vom 25. Juli Abends 6 h bis zum nächsten Morgen 10 h = 28 bis 29, was dem von Maupas beobachteten Tages-Maximum für eine Temperatur von 24° C. gleichkommt.

51^{10} aus 51^{6}.

26. Juli	9 h 32, 24° C.	Ein W. mit grösserem nicht ganz sicher w. Ei und 2 M. aus 51^{6}. Futter zugesetzt.
	11 h 50	Das alte W. mit Ei, 2 M. und 3 Eier von 0,10 mm frisch gelegt.

3 h 25 Das alte W. mit Ei, 2 M., 10 Eier. Darm des W. voll.

27. Juli, Das alte W. trüb geschwollen. 10 M. Kein freies Ei.

Folglich war das Gelege dieses W. aus 51^6 rein m., obschon die Erkennung des Geschlechts an den Eiern zuerst unmöglich gewesen war. Die ersten Eier standen der Grösse nach auf der Grenze zwischen m. und w. Sommereiern.

51^{11} aus 51^6.

26. Juli, 9 h 32, 24° C. Ein W. mit Ei, 1 junges W., 1 M. aus 51^6. Futter zugesetzt.

11 h 45 1 W. mit Ei, 1 W. mit mittelgrossem Dotterstock, 1 M., 1 frisch abgesetztes Ei (0,1 :0,09 mm) im Stadium der ersten Furchungsspindel. Um diese Zeit der Darm der W. sehr gut gefüllt.

27. Juli, zwischen 9 und 10 h, 24° C. Das alte W. eingegangen, aber noch im Aquarium vorhanden. 1 W. mit Dauer-Ei, sein Darm leer. 6 M. Futter zugesetzt.

4 h 45 1 W. mit Dauerei 2 Dauereier abgesetzt.

Das alte W. 51^6 hatte also nur m. Eier, das jüngere Dauereier gelegt.

51^{12} aus 51^6.

26. Juli, 9 h 32, 24° C. Ein W. mit Ei, 1 junges W., 5 M. aus 51^6 mit Futterzusatz.

11 h 55 Das alte W. mit Ei, ein W. mit deutlichem mittelgrossen Dotterstock. 5 M. und 5 frisch gelegte Eier 0,1 : 0,9 mm. Die M. begatten das alte W. Darm beider W. prall voll. Für den Einfluss der Begattung sind aus diesem Versuch keine Schlüsse zu ziehen.

27. Juli, zwischen 9 und 10 h, 24° C. Das alte W. am Absterben. 1 W. mit Dauerei, sein Darm leer. 1 freies Dauerei, kein anderes Ei, wohl lebende M. Das Futter in Form eines Meniscus auf einer Seite der Mulde im Objectträger.

Das alte W. legte also m. Eier, das junge W. Dauereier.

51^{14} aus 51^7.

27. Juli, 9 h 30, 24° C. Das alte W. aus 51^7 legt bei gutem Futter vom 26. Juli nach 12 h 4 w. Eier bei 24° C. Davon sind 3 W. ausgekrochen und 0,38 mm lang, in einem Ei liegt ein wimpernder Embryo. Altes W. todt. Viel Futter zugesetzt.

	12 h 15	2 W. gewachsen, das dritte wie vorher, das vierte W. ausgekrochen. Darm gut gefüllt. Bei den grössten W. sind die Dotterstöcke mittelgross.
	5 h 20	1 W. mit mattem Ei, die drei anderen in Stufenfolge dicht hintereinander in der Entwicklung; das grösste von ihnen hat grosse Dotterstöcke. Neues Futter zugesetzt. Noch kein Ei frei.
28. Juli,	8 h 45, 23° C.	4 W. mit Ei und 9 w. Eier. Die alten W. entfernt; ihr Darm gut gefüllt. Reichliches Futter.
29. Juli,	9 h 40, 20° C.	1 W. mit w. Ei, 7 W. mit grossem Dotterstock, 1 W. mit kaum mittelgrossem Dotterstock. Die Thiere können sich in den zusammengeballten Euglenenhaufen nur schwer bewegen. Ein Tropfen Wasser zugesetzt. Kein Ei frei.
30. Juli,	8 h 30, 20° C.	8 W. mit Ei, 40 w. Eier, 3 W. mit mittelgrossen Dotterstöcken und mässig gutem Futter im Darm herausgefangen. Länge dieser drei Thiere ein wenig über 0,45 mm, ihre Dotterstöcke nicht viel über 0,15 mm lang. Bei einem W. sieht man bei stärkerer Vergrösserung ein blasses Ei hoch am Dotterstock; dies macht den Eindruck eines w. Eies, im zweiten W. ist das Ei kleiner, im dritten gar kein Ei angedeutet. Auch diese Thiere zeigen kleine stufenweise sich nähernde Grössenunterschiede. Nach 51^{26} a) ohne Futter. Inzwischen kriecht noch 1 W. aus; es wird mit 2 anderen frisch ausgekrochenen W. in 51^{27} a) gut gefüttert.
	9 h	Auf 51^{14} zurück 2 frisch ausgekrochene W., 4 zum Auskriechen reife w. Eier.
31. Juli,	11 h 20, 20° C.	11 W., einige mit Ei; gutes Futter zugesetzt. (Fehler bei der gestrigen Zählung!)
	5 h	11 W., nicht alle mit Ei, aber alle mit grossen Dotterstöcken. Darm gefüllt. 9 w. Eier. Futter zugesetzt.
1. August,	9 h 15, 20° C.	11 W. mit Ei, einige frisch ausgekrochene W., nur w. Eier.

51^{15} aus 51^{6}.

27. Juli,	9 h 20, 24° C.	1 W. mit Ei aus 51^{6} mit gutem Futter.
	12 h	1 W. mit Ei, 2 m. Eier.

a) 51^{26} u. 51^{27} haben w. Gelege.

	4 h 55		1 W. mit Ei, 10 m. Eier, hierzu 17 w. bei 24° C. gelegte Eier aus 51[5] ohne neues Futter.
28. Juli,	7 h,	23° C.	17 W., 0,38 mm lang, Darm mässig voll. Futter aufgewirbelt und neues zugesetzt, lebende M.
	8 h 35		Futter neu aufgewirbelt.
	12 h 5		Darm der W. nur mässig gefüllt, Dotterstöcke gut sichtbar. Futter aufgewirbelt. M. noch vorhanden.
	4 h		Futter aufgewirbelt, Darm der W. mässig gefüllt. Die W. 0,45 mm lang; ihre Dotterstöcke 0,12 mm lang.
29. Juli,	9 h 30,	20° C.	15 W. mit w. Ei, 29 w. Eier, 2 Eier von 0,10 mm Durchmesser: W. 0,6 mm lang; noch lebende M. im Präparat.
30. Juli, (constant.)	10 h 30,	20° C.	Noch kein m. Ei und kein M. W. mit und ohne Ei. Futter mässig; neues zugesetzt.
31. Juli,	11 h,	20° C.	Nur W. mit Ei und W. aller Grössen ohne Ei. Nur w. Sommereier. Futter zugesetzt und in den Keller gebracht, bei 15° C.
1. August,		15° C.	Viele W., mehr als 200 Sommereier, darunter kein m. Ei, kein M. gesehen. Die Thiere auf 3 Objectträger vertheilt, im Originalaquarium bleiben die meisten Eier zurück.
2. August,	11 h,	15° C.	Auf allen drei Objectträgern noch kein m. Ei. Darm aller Thiere gut gefüllt. 7 W. isolirt u. weiter beobachtet, nachdem gutes Futter zugesetzt.
3. August,		15° C.	7 W. mit Ei, 1 W. mit grossem Dotterstock 2 frisch ausgekrochene W., 50 w. Eier.
4. August,		15° C.	7 W. mit Ei, W. von allen Grössen ohne Ei, 50 w. Eier. Darm der Thiere gut gefüllt. Kein neues Futter zugesetzt.
5. August,		15° C.	35 W. mit Ei, andere kleinere W. ohne Ei. 89 w., 10 m. Eier. Als m. Eier nur die von 0,09 mm gezählt. Darm der W. nur mässig gefüllt.

Leider ist der Versuch nicht beweisend, da das Auskriechen der Embryonen aus den als m. gezählten Eiern nicht beobachtet ist; er zeigt aber in seinem Anfang, dass die aus den bei 24° C. gelegten Eiern auskriechenden W. bei sinkender Temperatur w. Nachkommen haben, solange gutes Futter für alle vorhanden ist. Auf den drei Objectträgern, welche jeder für sich eine bedeutend grössere Zahl von eierlegenden W. enthielt, war bei gutem Futter bis zum 2. August kein kleines Ei und kein M. gefunden worden. Die Ziffer, bei der somit in der Kälte und in der Wärme m. Eier legende W. bei einer bestimmten Temperatur auftreten, ist von dem Futterzustande im Aquarium abhängig;

sie ist ceteris paribus niedriger bei hoher, als bei niederer Temperatur.

51^{16} aus 51^{6}.

27. Juli,	9 h 22,	24° C.	Ein W. mit Ei aus 51^{6} mit gutem Futter.
	12 h		1 W. mit Ei, 3 w. Eier.
	4 h 45		1 W. mit Ei, 4 w. Eier (in einem Ei schon Embryo ohne Wimperung). Kein frisch gelegtes Ei.
28. Juli,	7 h,	23° C.	Das Futter nicht aufgewirbelt und kein neues zugesetzt.
29. Juli.	9 h 35,	20° C.	9 W. mit Ei. Darm gut gefüllt. 23 W. auch frisch gelegte Eier. Kein Futter zugesetzt. Kein M. und kein m. Ei.
30. Juli,	10 h 15,	20° C.	9 W. mit Ei, nur w. Eier und W. aller Grössen ohne Ei. Darm der Thiere nur mässig gefüllt. Kein M., kein m. Ei, kein Dauerei. Futter beinahe aufgezehrt. Neues gutes Futter zugesetzt.
	4 h 5		Die 9 W. mit Ei herausgefangen. Nochmals gutes Futter zugesetzt.
31. Juli,	9 h 30,	20° C.	Kein M. und kein m. Ei. Es werden 30 W. mit Ei und 6 W. ohne Ei entfernt, ebenso die Mehrzahl der vorhandenen 30 w. Eier. Der Darm aller W. gefüllt. Futter gut. Der Rest wird auf 4 Objectträger vertheilt.
	4 h 7		I. 5 W. mit Ei, andere W. ohne Ei, 3 w. Eier. II. 11 W. mit w. Ei, W. mit grossen und kleinen Dotterstöcken, 13 w. Eier. III. 15 W. mit Ei, kleinere W., 30 w. Eier. IV. W. aller Grössen ohne Ei. Darm aller W. gut gefüllt und zu allen gutes Futter zugesetzt.
1. August,	8 h,	20° C.	In 51^{16} I. 12 W. mit Ei, 40 w. Eier. Darm gut gefüllt. 51^{16} II. 27 W. mit Ei, 70 w., 3 m. Eier, 12 junge frisch ausgekrochene W. 51^{16} III. 25 W. mit Ei, 150 w. Eier, 18 frisch ausgekrochene und einige Stunden alte W. Darm prall gefüllt. 51^{16} IV. 10 W. mit Ei, 26 w. Eier und W. mit grossen Dotterstöcken.
2. August,	10 h,	20° C.	In 51^{16} I. Darm der W. prall gefüllt. Kein M., kein m. Ei. 51^{16} II. Viele W. mit Ei und W. aller Grössen ohne Ei, M. und m. Eier in geringer Zahl. 51^{16} III. Keine M. 51^{16} IV. M. und m. Eier neben W. mit und ohne Ei und w. Sommereiern.

Bemerkung zu der Zahl der W. und der Eier vom 1. August. Vergleicht man 51^{16} I und 51^{16} IV, so zeigt sich, dass in dem ersten Aquarium 12 W. in derselben Zeit 40 w. Eier gelegt gegenüber den 26 w. Eiern der 10 W. in 51^{16} IV. Die Zahl der gelegten Eier ist aber jedesmal ein guter Maassstab für den Futterzustand der Thiere in der ganzen Periode zwischen zwei Beobachtungen, da je nach dem Zustande, worin sich die als Futter benutzten Euglenen zur Zeit einer Beobachtung befinden, der Darm bald stärker, bald schwächer gefüllt sein kann, ohne dass man einen Rückschluss auf seine Füllung während der ganzen Zwischenzeit machen könnte. Ebenso verhalten sich mit Bezug auf die Eierzahl II und III. In II legten 27 W. nur 82 w. Eier, in III degegen 25 W. 168 w. Eier. In II und IV, den Aquarien mit der niedrigen Gelegezahl, sind M. aufgetreten, in I und III dagegen nicht.

51^{17} aus 51^{7}.

27. Juli,	9 h 45,	24° C.	Das alte W. mit Ei aus 51^{7}. Gutes Futter zugesetzt.
	12 h		Das alte W. hat 3 Eier im Uterus, noch kein Ei frei.
	4 h 40		Das alte W mit Ei, 6 w. Eier. Darm des W mässig gefüllt. Futter in Form eines Meniscus am Rande. Neues Futter zugesetzt.
28. Juli,	10 h,	23° C.	Das alte W. mit Ei, 4 W., 0,38 mm lang, 3 W. 0,3 mm lang. 2 frisch abgesetzte, 2 ältere w. Eier. Futter gut, jetzt und um 12 h aufgewirbelt. Darm der W. mässig gefüllt
	4 h 5		Das alte W. ohne Ei, 0,76 mm lang, mit grossem Dotterstock herausgefangen. 4 w. Eier entfernt; es bleiben zurück: 4 W. von 0,45 mm, 3 von 0,38 mm, 2 von 0,3 mm Länge. Darm der Thiere gut gefüllt. Futter aufgewirbelt.
29. Juli,	10 h	20° C.	7 W. mit Ei, 3 W. ohne Ei und 9 w. Eier.

Obschon die W. aus Eiern stammen, die bei hoher Temperatur gelegt worden waren, so ist die dritte Generation doch, soweit es im Versuch controlirt wurde, weiblich.

51^{18} aus 51^{7}.

27. Juli,	10 h 30,	24° C.	6 W. mit Ei aus 51^{7}. Gutes Futter zugesetzt.
	5 h 17		5 W. mit w. und 1 W. mit m. Ei, 14 w., 4 m. Eier. Darm der W. gefüllt, kein Futter zugesetzt.

28. Juli, 8 h 50, 23° C. 6 grosse W. mit Ei, Darm gut gefüllt entfernt 20 junge W. von 0,3 bis 0,45 mm. Futter reichlich und neu aufgewirbelt. 20 w. und 8 m. Eier. Freie M.
Die 6 W. stammten aus einem Aquarium, das am 24. Juli eingerichtet worden war. Das Geschlecht ihres Geleges war schon in 51^{7} bestimmt. Trotz der Gegenwart der M. sind keine Dauereier gebildet worden.

12 h 5 Darm der W. gut gefüllt. Futter aufgewirbelt. Rest der Eier entfernt.

29. Juli, 9 h 50, 30 W. mit Ei und lebende M. Darm der W. mässig voll. Futter liegt fest. 6 W. ohne Ei mit grossen Dotterstöcken. Viele w. Eier, darunter auch einige von 0,1 mm, kein Dauerei.

30. Juli, 8 h 15, 20° C. Der Darm der Thiere fast leer. Kein lebendes M. gesehen, wohl frisch ausgekrochene W. Da unter den mehr als 200 Sommereiern auch kleine Eier sich finden, so müssen die kleinen Eier legenden W. später aufgetreten sein, als die sicher w. Eier legenden. Mit Sicherheit nur 1 W. mit kleinem Ei nachzuweisen unter den vielen eierlegenden W. Es ist kein mittelgrosses W. vorhanden, nur solche von 0,3 bis 0,45 mm Länge.

Nro. 51^{24}.

29. Juli, 9 h 50, 20° C. Aus 51^{18}, worin am folgenden Tage m. Eier auftraten und der Futterzustand mässig war, kommen 4 W. mit matt durchscheinendem Ei, 3 W. mit grossen Dotterstöcken aber ohne Ei hierher ohne Futter.

4 h 55 4 W. mit Ei hoch am Dotterstock, 3 W. ohne Ei. Darm der Thiere absolut leer. 2 w., 4 m Eier. Nachdem Futter zugesetzt, wirbeln sich die Thiere den Darm sofort voll.

30. Juli, 8 h, 20° C. (constant.) 4 W. mit w., 3 W. mit m. Ei, 15 w., 10 m. Eier, 5 M. Während der Beobachtung kriecht das erste W aus; schon um 7 h schwammen M. frei umher.

4 h 10 Die alten W. herausgefangen; zurück bleiben 5 frisch ausgekrochene W. und 5 M., w. und m. Eier. Gutes Futtes zugesetzt.

31. Juli, 10 h 45, 20° C. 1 W. mit matt durchscheinendem Ei, die anderen in allen Grössen ohne Ei. Darm mässig gefüllt. Die meisten Euglenen rund. Kein Ei frei. Lebende M. Neues Futter zugesetzt.

4 h 45	Darm der W. prall gefüllt. Futter gut. 1 freies Sommerei. Lebende M.
1. August 9 h 5, 20° C.	25 W. mit Ei, 40 w. Eier. Darm der W. prall gefüllt. Futter gut. Kein m. Ei, kein M., kein Dauerei.

Wie weit das Geschlecht der anfangs eingesetzten W. schon in dem ältern Aquarium bestimmt war, lässt sich nicht entscheiden; jedenfalls waren aber schon unter den 4 W. solche mit m. Gelege. Durch gute Fütterung wurde in der Nachkommenschaft w. Gelege erzielt und trotz des Vorhandenseins von M. trat keine Dauereibildung auf.

Zu 51^6.

In dieses Aquarium war ein W. eingesetzt worden, das in 51^4 und in 51^2 im Ganzen 5+6=11 Eier gelegt hatte, aus denen W. mit w. Gelege auskrochen. In den Aquarien 51^4 und 51^2 und 51^5 waren diese W. so vertheilt, dass in 51^4 5, in 51^2 3 und in 51^5 3 Eier sich weiter entwickelten. Als dann das alte W. nach 51^6 kam, legte es hier 12 Eier, die wieder in 3 Aquarien vertheilt wurden; in 51^6 wurden 5 Eier, in 51^8 5 Eier und in 51^9 2 Eier ausgebrütet.

In 51^6 legten 4 W. m. Eier, 1 w. Eier
in 51^8 „ 4 „ „ „ 1 „ „
in 51^9 „ 2 „ „ „ — — —

so dass von den 23 W. zweiter Generation im Ganzen 10 m. und 13 Exemplare w. Eier legten.

Nachdem das ursprünglich zum Versuch gebrauchte W. erster Generation in 51^7 noch 4 Eier gelegt hatte, entwickelten sich noch 2 W. zweiter Generation mit rein w. Gelege, so dass von den im Ganzen gelegten 27 w. die 2. Generation darstellenden Eiern 25 sich weiter entwickelten. Von diesen legten 10 Stück m. und 15 St. w. Eier, so dass sich das Verhältniss der W. zweiter Generation mit m. Nachkommenschaft zu denen mit w. Nachkommenschaft auf 2:3 stellt, dass also im Sinne von Maupas 40 % pondeuses mâles und 60 % pondeuses femelles vorhanden waren. Das Verhältniss gestaltet sich anders, wenn man die Aquarien 51^4, 51^2, 51^5 für sich und die Aquarien 51^6 und 51^8 für sich betrachtet. Die ersten Aquarien ergaben bei derselben hohen Temperatur 100 % pondeuses femelles, die zweite Reihe 80 % pondeuses mâles. Aquarium 51^9 kann nicht in Be-

tracht kommen, weil die Hälfte der gelegten Eier zu Grunde gegangen war.

Da fragt es sich doch, ob in der That die Temperatur den von Maupas behaupteten Einfluss ausübe, oder ob nicht etwa durch sie erst mittelbar ein Zustand geschaffen werde, der auf einer auch bei Aenderungen in der Temperatur wirkenden Ursache beruhe.

Deshalb sind in dem Versuch 51 so viele Einzelversuche mit wenigen Thieren angestellt. Bringt man die Resultate der Einzelversuche in eine Tabelle, so liefern sie das folgende Bild.

Nro. des Versuchs	Zahl der W.	Gelege		Tp. ° C.	Bemerkungen.
		w.	w. u. m.		
51^{2}	2	.		25	
	3	.		24	
	5	.		24	
51^{4}	19	.		24	
51^{5}	3	.		23	
	5	.		24	
51^{6}	12				Auf 51^{6}, 51^{8}, 51^{9} vertheilt.
51^{6}	5	(1)	4 m.	24	Nur 20 % mit w. Gelege
51^{8}	5	(1)	4 m.	24	20 % „ „ „ } Sa. 19 % mit
51^{9}	2		2 m.	24	0 % „ „ „ } w. Gelege.
51^{6}	4	1	1 m., 2 Dauerei	24	25 % „ „ „
	4	.		20	Eier, aus denen die W. kriechen, bei 24° C. gelegt.
	14	.		20	
51^{16}	9	.		20	
51^{17}	7	.		20	Eier, aus denen die W. stammen, bei 24° C. gelegt.
51^{7}	2	.		24	
51^{15}	15	.		20	Eier, aus denen die W. stammen, bei 24° C. gelegt.
	7	.		15	Darm der Thiere gut gefüllt. II. Generation.
	35			15	Darm der Thiere mässig gefüllt. III. Generation.
51^{14}	4	.		23	Eier, aus denen die W. stammen, bei 24° C. gelegt.
	8	.		20	
	11	.		20	
Sa.	181				

Die Tabelle zeigt, dass wenn zu einem Versuch eine kleine Zahl von Thieren verwandt wurde, nur in 51^{6} zweimal, in 51^{8} und 51^{9} je einmal M. aufgetreten sind; unter 16 Thieren im Ganzen legten nur 3 w. Eier, die übrigen 13 entweder m. oder Dauereier. Dazu kommt dann noch Versuch 51^{15} mit 35 Thieren, von denen der Zahl der Eier nach zu schliessen (89 grosse und 10 kleine) nur wenige m. Eier gelegt haben können. In diesem Versuch ist zwar das Auskriechen der Embryonen nicht abgewartet worden. Nimmt man aber an, dass die kleinen Eier wirklich M. geliefert haben würden, so zeigt der Versuch erstens, dass in der Zeit vom 4. bis 5. August nur wenig Eier gelegt worden sein können; von 35 W. nur im Ganzen 94, während Tags zuvor bei derselben Temperatur 7 W. 50 Eier gelegt hatten (10 m. Eier gleich 5 w. Eier verrechnet). Der Versuch ist ausserdem bei 15^{0} C. angestellt worden, kann somit ausgeschieden werden. Alle übrigen Versuche sind entweder bei gleichbleibenden hohen Temperaturen angestellt worden oder gar so, dass die bei höheren Temperaturen gelegten Eier, aus denen die W. der ersten Generation auskrochen, bei niedrigeren Temperaturen fortgezüchtet wurden.

Der Versuch 51^{15} mit 35 Wb. ergibt also freilich nur mit fingirten nicht beobachteten Zahlen ein Verhältniss von 32 : 2 oder 94 % w. Eier legende Thiere und 6 % m. Eier legende. Von den verbleibenden 146 Thieren haben bei hohen Temperaturen 13 Thiere m. Gelege gehabt, es wären somit nur ungefähr 9 % m. Eier legende W. unter der grossen Zahl von W. aufgetreten.

Vernachlässigt man die Temperatur in Rechnung zu setzen, so hätten unter 181 W. nur 15 Stück m. Eier (oder Dauereier) gelegt, was der Einfachheit wegen auf m. Eier legende W. bezogen einen Gehalt von 8 % ergibt.

Für den Versuch mit 35 W. (Versuch 51^{15}) ist durch die Beobachtung festgestellt, dass die Thiere schlecht gefüttert waren; für die übrigen fehlen beweisende Angaben in meinen Notizen. Steigt dagegen die Zahl der eierlegenden W. in einem und demselben Aquarium auf 30 bis 40 Thiere, so treten bei gutem Futter immer m. Eier legende W. auf; selbstverständlich muss aber bei steigender Zahl von Thieren in einem Aquarium von gegebenem Inhalt die Ernährung der einzelnen Individuen mehr

und mehr zurückgehen, wenn stets das gleiche Quantum Futter in gleichen Zwischenräumen — gewöhnlich für 24 Stunden — gereicht wird.

Nro. 52.

Zu dem am 26. Juli eingetrockneten Inhalt eines Aquarium mit Dauereiern wird am 16. September sauerstoffhaltiges Wasser mit einigen Fadenalgen zugesetzt. Nach 5 Tagen kriechen bei 18—20° C. die jungen W. aus, werden gefüttert und wirbeln sich schon nach 10 Minuten den Darm voll Euglenen.

Am 21. September 12 Uhr ungefähr 40 junge W. ausgekrochen.

22. September, 9 h 50, 20° C. Nach Entfernung von 14 Thieren bleiben etwa 40 W. mit und ohne Ei zurück, 4 ungefurchte w. Sommereier. Darm der eiertragenden Weibchen gut gefüllt. Kein neues Futter zugesetzt.

4 h 25 — 25 W. nach Nro. 16; zurück bleiben 15 W. und 25 Sommereier.

23., 24., 25. September sinkt von 18 auf 15° C. Die Zahl der W. nimmt zu, kein M. vorhanden. 6 am 23. September herausgefangene W. mit Ei haben rein w. Gelege. (Vergleiche Versuch Nro. 53.)

26. September, 14° C. Darm der W. schlecht gefüllt. Futter mangelhaft. Unter den Sommereiern auch kleine. Wenn dies wirklich m. Eier sind, so kann durch Futterzusatz die Legeziffer der eierlegenden W. nur erhöht, das Geschlecht der aus den gelegten Eiern auskriechenden Embryonen aber nicht geändert werden. Es wird deshalb viel Futter zugesetzt.

27. September, 14° C. Ausser den W. auch lebende M. im Präparat. Zahl der eierlegenden W. = 103.

Trotz der sinkenden Temperatur sind im Präparat M. aufgetreten, aber erst, als nach viertägigem, mangelhaften Futtervorrath die Ernährung der Thiere zurückgegangen war.

In Nro. 16 werden am 22. September bei der gleichen Temperatur wie in Nro. 52 25 W. eingebracht. Am 23. Sept. werden die gelegten Eier entfernt, und die weiter gelegten Eier, also die zweite Generation, nach Entfernung der alten W. bei gutem Futter aufgezogen. Am 27. September haben die W. nur w. Eier gelegt, während in Nro. 52 M. aufgetreten sind.

In Nro. 49, die an demselben Tage wie Nro. 16 aus Nro. 52 besetzt wurde, treten am 27. September ebenfalls bei derselben Temperatur, wie in Nro. 52 und Nro. 16, M. auf. Es ging

aber eine Hungerperiode vorauf, wie in Nro. 52; während in Nro. 16 die Ernährung bis zum 27. September mässig, aber nicht schlecht war.

Nro. 53.

23. September, 11 h,	18° C.	3 W. aus Nro. 52 isolirt und Futter zugesetzt.
24. September, 10 h 45,	16° C.	3 W. mit sehr gut gefülltem Darm und Ei im Uterus entfernt; zurück bleiben 21 w. Eier. Futter zugesetzt.
25. September, 10 h,	15° C.	20 W., kein Ei, Futter schwach. Darm der Thiere wenig gefüllt. Futter aufgewirbelt.
26. September, 10 h 20,	14° C.	20 W. mit grossen Dotterstöcken. Darm mässig gefüllt.
27. September, 10 h 20,	14° C.	20 W. mit Ei, 38 w. Eier. Darm gut gefüllt. Alle W. haben w. Eier gelegt.

Nro. 54.

7. Juli, 8 h 45,	19° C.	45 W. ohne Ei. Futter zugesetzt.
5 h		Fast alle W. mit Ei, ihr Darm voll; 40 grosse, dotterreiche, frisch abgesetzte Sommereier. Die Eier entfernt.
8. Juli, 9 h		160 grosse Sommereier und das einzige frisch ausgekrochene W. entfernt. Zurück bleiben die W. mit Ei und ausserdem andere mit grossem Dotterstock. Futter zugesetzt.
12 h 40		28 frisch abgesetzte grosse Sommereier entfernt.
5 h,	22° C.	53 frisch gelegte grosse Sommereier entfernt.
5 h 30		10 frische grosse Sommereier entfernt. Darm der W. gefüllt.
9. Juli, 9 h,	24° C.	160 grosse Sommereier entfernt.
12 h		Die 45 W. mit Ei entfernt. Die jetzt vorhandenen frisch gelegten 59 grossen Sommereier werden getheilt; es kommen nach Nro. 55 32 Eier; in dem alten Aquarium bleiben zurück 27 Eier; zugesetzt werden 7 kleine Sommereier aus einem anderen Aquarium.
4 h 25		In den w. Eiern ist die Keimblätterbildung im Gange, Wimperung noch nicht sichtbar. Einige M. ausgekrochen.
10. Juli, 8 h,	26° C.	Alle Embryonen ausgekrochen. Die W. haben deutlich sichtbaren Dotterstock. Futter zugesetzt.
11. Juli, 8 h,	23° C.	M. verschwunden. W. mit Ei und 38 grosse Sommereier.

Die W. haben somit, trotzdem sie hätten begattet werden können und trotz der hohen Temperatur bei gutem Futter w. Eier gelegt.

Nro. 55.

9. Juli,	12 h, 15° C.	32 w. Eier aus 24° C. hierher mit gutem Futter.
10. Juli,	11 h, 15° C.	Die W. sind ausgekrochen; ihr Darm mässig gefüllt; der Dotterstock eben sichtbar. Viel Euglenenfutter zugesetzt.
11. Juli,	11 h, 15° C.	Alle W. von derselben Grösse, mittelgross mit grossem Dotterstock ohne Ei. Futter zugesetzt.
12. Juli,	11 h, 15° C.	Die W. mit Ei. 70 grosse Sommereier. Futter zugesetzt.
13. Juli,	1 h, 15° C.	Die W. mit Ei; viele frisch ausgekrochene W., 75 grosse Sommereier.

Die bei 24° C. gelegten Eier lieferten also alle W., die bei gutem Futter wieder w. Nachkommen erzeugten.

Nro. 56.

8. Juli,	9 h 30, 19° C.	150 grosse Sommereier ohne Futter.
	12 h 30	30 W. ausgekrochen.
	5 h, 22° C.	Es wimmelt von frisch ausgekrochenen W. Noch 30 Embryonen im Ei; von den übrigen liegen die leeren Schalen da. Eine Spur Futter zugesetzt.
9. Juli,	7 h, 22° C.	Alle Embryonen ausgekrochen, ihr Darm leer. Von den Eier nur leere Schalen zurückgeblieben.
	12 h 24° C.	Eine Spur Futter zugesetzt.
	4 h 35	Die Thiere haben gefüllten Darm; ihr Dotterstock ist sichtbar, aber klein; das Futter bis auf wenige Euglenen aufgezehrt.
10. Juli,	8 h	Die Thiere noch nicht mittelgross.
	10 h 25, 26° C.	Die Thiere nicht gewachsen. Viel Euglenenfutter zugesetzt.
11. Juli,	9 h, 23° C.	Viele W. mit Ei. Das Futter wird schmal. 400 Sommereier: annähernd gleich viel grosse und kleine, aus denen am folgenden Tage gleiche Zahl von M. und W. auskriechen.

Die Eier sind bei niedrigerer Temperatur gelegt, als ausgebrütet und fortgezüchtet. Das mangelhafte Futter, die hohe Zahl und die hohe Temperatur treffen zusammen und erklären das zahlreiche Vorkommen von M., während in Nro. 54 und 55 keine M. auftreten.

An dieser Stelle verdient eine Auslassung Cohn's besonders hervorgehoben zu werden, weil sie über Beobachtungen berichtet, deren hoher Werth durch die jetzt vorliegenden Untersuchungen in das richtige Licht gerückt wird. (Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. XII, pag. 208.)

„Ohne Zweifel erleiden die Colonien durch die Cultur im kleinen Raume eine Veränderung, vermuthlich durch Mangel an hinreichender Nahrung, welche sich zunächst dadurch äussert, dass die Colonien weniger zahlreich, die Thiere bedeutend kleiner werden und meist unentwickelte Eierstöcke enthalten. Dabei vermehrt sich die Zahl der Wintereier auffallend; dazwischen werden einzelne männliche bemerkt; doch fehlen auch die Sommereier nicht gänzlich. Frisch gefangen dagegen trugen die Conochilus-Weibchen der Mehrzahl nach nur weibliche Sommereier, doch auch dazwischen fanden sich vereinzelte Thiere mit männlichen Eiern. Ein Weibchen, das gleichzeitig weibliche und männliche oder Sommereier und Wintereier getragen hätte, habe ich niemals gesehen."

Die Thiere werden zwar nicht kleiner, wie Cohn anzunehmen scheint, sondern die jungen wachsen nicht mehr. Der Hunger tödtet viele, und unter seinem Einfluss resorbiren die grossen Thiere ihre inneren Organe, vor allem den schon ausgebildeten Dotterstock, ohne dass ihre Länge merklich zurückginge. Richtig beobachtet aber ist, dass die Dauereier nur unter gewissen Bedingungen auftreten. Wenn Cohn auch nicht hat beweisen können, dass sie unter dem Einfluss der schlechteren Ernährung entstanden und befruchtet worden sind, so hat er doch die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme hervorgehoben.

Mit Recht betont er auch, dass das Auffinden von Samenfäden in der Leibeshöhle aller drei Arten von Weibchen, also solcher, welche weibliche oder männliche Sommereier oder Dauereier legen, für die stattgehabte Befruchtung nichts beweise.

Sobald unter dem Einfluss des Nahrungsmangels die heranwachsenden Weibchen anfangen, männliche Eier zu legen, werden nach dem Auskriechen der Männchen alle Weibchen begattet, gleichgültig ob sie jung oder alt sind, ob sie diese oder jene Art von Eiern legen oder legen werden. Man muss somit in einer Colonie, worin einmal Männchen aufgetreten sind, in der Leibeshöhle aller zu dieser Zeit vorhandenen Weibchen Samen-

fäden nachweisen können. Befruchtung findet aber nur bei den Dauereiern statt, wie ich oben gezeigt habe. Die weiblichen und männlichen Sommereier entwickeln sich parthenogenetisch.

Es kann vorläufig nicht entschieden werden, ob, wie Maupas vermuthet, männliche Sommereier durch Befruchtung zu Dauereiern werden; doch scheint die Frage einer experimentellen Lösung zugänglich zu sein.

Was die willkürliche Erzielung von Dauereiern anlangt, so legen nach meinen Versuchen frühzeitig begattete und während der extraovalen Entwicklung gut gefütterte Weibchen der Hydatina senta nur weibliche Sommereier; frühzeitig begattete, während derselben Entwicklungsphase schlecht ernährte Weibchen legen Dauereier, aus denen, soviel wir wissen, immer nur Weibchen entstehen.

Wegen des Mangels an Beobachtungen ist in der Entwicklung von Thieren aus befruchteten Eiern vorläufig kein einheitlicher Gesichtspunkt für die gesetzmässige Ausbildung des Geschlechts aufzufinden.

Das geht wohl am deutlichsten aus dem von mir geführten Nachweis hervor, durch äussere Eingriffe denselben Polypen bald zur Erzeugung von Eiern, bald zur Bildung von Samenfäden zu zwingen. Dies Experiment ist an einem aus dem befruchteten Eie hervorgegangenen fertigen Thiere gemacht, stellt also einen Fall dar, wo man auch nach der Befruchtung das Geschlecht noch verändern kann, während dies beim Dauerei der Rotatorien und beim Bienenei nicht möglicht ist.

Ich verzichte deshalb darauf, Bekanntes zu wiederholen und begnüge mich an dieser Stelle, aus meinen Beobachtungen an den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern der Hydatina senta den Schluss zu ziehen:

Bei Hydatina senta bestimmt während einer gewissen Entwicklungsphase die Ernährung das Geschlecht des ganzen Geleges eines jeden jungfräulichen Weibchen. Wird das auskriechende Weibchen bis zur Reifung seines ersten Eies gut ernährt, so legt es nur weibliche Eier; wird es bis zur Geschlechtsreife mangelhaft ernährt, so legt es nur männliche Eier. Vor und nach dieser Periode hat die Ernährung auf das Geschlecht keinen Einfluss.

Da die Eier ihre verschiedene Grösse dem vom Dotterstock

gelieferten Material verdanken, so hat offenbar ein grösseres Ei mehr Nahrung an Dotter als ein kleineres. Es ist aber ganz gleichgültig für das Geschlecht des Geleges, ob ein Weibchen sich aus einem grösseren oder kleineren Ei bei hoher oder niederer Temperatur entwickelt.

Erst die Art der Ernährung nach dem Auskriechen prägt dem Gelege jedes heranwachsenden Weibchen einen bestimmten Geschlechtscharakter auf.

Nach Ablage des ersten Eies ändert gute oder schlechte Ernährung, höhere oder niedrigere Temperatur das Geschlecht des Geleges ebenfalls nicht mehr.

Maupas musste der geschlechtsregulirende Einfluss der Ernährung verborgen bleiben, weil er in allen Versuchen zu viel Thiere benutzte, die er mit Ausnahme der fünf oder sechs zu Anfang der Versuche eingesetzten Weibchen nur mangelhaft ernähren konnte, und weil er, wie es scheint, in vielen Fällen das Geschlecht aus der Grösse der Eier bestimmte. Die Temperatur begünstigt das Auftreten der Männchen nur so weit, als bei höherer Temperatur wegen des grösseren Nahrungsbedürfnisses jedes einzelnen Thieres, wegen der höheren Legeziffer und der schnelleren Entwicklung eher Nahrungsmangel in den Aquarien eintritt als bei niederer Temperatur.

Man wird sich vor der Hand mit der Abgrenzung der vorhin bezeichneten grösseren Periode, wo der Hunger auf die Erzeugung des männlichen Geschlechts wirkt, begnügen müssen. Gelingt es auf der bezeichneten Wegstrecke genauer als bisher den Zeitpunkt zu ermitteln, wann durch den Einfluss der Ernährung ein Geschlecht sich ausbildet, so wird man vielleicht dazu gelangen, für die Differenzirung der Geschlechter einen einfachen cellularen Ausdruck zu finden.

Eine gewisse Berechtigung zu dieser Erwartung wird man nicht läugnen wollen, wenn man bedenkt, dass die Geschlechtszellen entsprechend meiner auf eigene und fremde Untersuchungen aufgebauten Theorie bei den verschiedensten Thiergruppen schon sehr früh[1]), oft vor der ersten Furchung[2]) erkannt, und dass nach

1) M. Nussbaum, Dies Archiv. Bd. 18., 1880. — C. H. Eigenmann, Journal of Morphology. Vol. V, 1891. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. IV., 1896. — Th. Boveri, Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie. München VII. 1892. — O. zur

Boveri und zur Strassen bei Ascaris megalocephala sogar Unterschiede in den elementarsten Vorgängen innerhalb der Geschlechts- und Körperzellen nachgewiesen worden sind.

Ein eingehenderes Studium der Veränderungen in den Geschlechtszellen der Hydatina kann dahin führen, den Zeitpunkt genau zu ermitteln, wo durch dieselbe Variation in der Ernährung wie bei den Rotatorien auch bei anderen Thieren das Geschlecht durch das Experiment willkürlich zu erzeugen ist. Es muss sich dann zeigen, dass es sich bei allen Geschöpfen wie bei den Rotatorien um einen schnell vorübergehenden Zustand handelt, der durch den äusseren Eingriff in die eine oder andere Bahn übergeleitet wird. Alle Einwirkungen vor und nach der histologisch und zeitlich genau definirten Entwicklungsstufe werden auf die Ausprägung des Geschlechts ohne Erfolg bleiben.

Die nächste Aufgabe ist somit eine rein histologische.

Strassen, Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft, Strassburg. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. III., 1896. — Heymons, Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.

2) E. G. Balbiani, Comptes rendus de l'Institut 1882. Recueil zoologique suisse. Te. II. 1885.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Beiträge zur Kenntniss der Structur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms.

1. Ueber die Befruchtung und erste Theilung des Ascariseies.

Von

R. v. Erlanger.

Hierzu Tafel XV, XVI, XVII.

Methoden der Untersuchung.

Das Material zur vorliegenden Untersuchung verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Schlachthausthierarztes Müller in Mannheim, welchem ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte. Die sehr reichlich vorhandenen Würmer wurden in den noch warmen Gedärmen von Mannheim nach Heidelberg transportirt und waren sämmtlich noch mehrere Stunden nach ihrer Ankunft vollständig lebensfrisch. Die zur Untersuchung benutzten Exemplare wurden sofort nach Eröffnung des Darmstückes aufgeschnitten und die Uteri in toto conservirt, oder auf dem Objektträger zerzupft und fixirt.

Als Conservirungsmittel benutzte ich: ein Gemisch von 20 Theilen Eisessig auf 80 Theile 95% Alkohol, Perenyi'sche Flüssigkeit, Pikrinessigsäure, ein Gemisch von 5 Theilen offizineller Salpetersäure auf 95% Alkohol. Die besten Resultate ergab das Eisessigalkoholgemisch, weil es am raschesten durch die dicken und sehr resistenten Eihüllen durchdringt und gleichzeitig stark aufhellend wirkt. Versuche, die ich an anderen Objekten anstellte, welche im Gegensatz zum Ascarisei, dem Eindringen der Conservirungsflüssigkeit keine Hindernisse entgegensetzen, haben mir gezeigt, dass mit Essigsäure versetzter Alkohol überhaupt ein sehr geeignetes Fixirungsmittel ist. Dasselbe bietet beim Ascarisei noch weitere Vorzüge, da, wenn man die Ei-

röhren einfach darin aufhebt, die einzelnen Eier sich sehr leicht isoliren lassen, was viel schwieriger geht, wenn man das Gemisch durch reinen Alkohol ersetzt hat. Der Eisessig scheint die schrumpfende Wirkung des Alkohols aufzuheben, wie ich das schon bei den Tardigradeneiern feststellen konnte. Ferner kann man die mit Alkoholeisessig conservirten Eier sofort mit Anilinfarben, welche in verdünntem Glycerin gelöst wurden, färben und durch allmähliche Concentration des Glycerins aufhellen, so dass sich das lästige Auswaschen mit Wasser oder verdünntem Alkohol ganz umgehen lässt. Endlich ist diese Fixirungsmethode, meiner Erfahrung nach, für darauffolgendes Schneiden und Einbetten die geeignetste.

Um möglichst rasch und sicher vorzugehen, wurden die Würmer in physiologischer auf 37° Celsius erwärmter Kochsalzlösung geöffnet und die Geschlechtsorgane mit dem Darm zusammen herausgeschnitten und conservirt. Von dem Stadium ab, wo zwei gleich grosse Pronuclei vorhanden sind, liefern alle auf dem gleichen Entwicklungsstadium befindlichen Eier übereinstimmende Bilder, nicht so während der Richtungskörperbildung. Diese Variabilität in der Gestalt der Richtungsspindeln lässt sich nicht aus dem zu langsamen Eindringen der Reagentien erklären, denn die Eihüllen sind jetzt noch gar nicht oder lange nicht so stark entwickelt wie später. Auch lässt sich mit den verschiedensten Conservirungsflüssigkeiten keine Uebereinstimmung erzielen, nach Carnoy (6) nicht einmal mit heissen. Ich vermag über letzteren Punkt keine Auskunft zu geben, da ich selbst nur kalte Reagentien gebraucht habe, glaube aber, aus dem bereits angeführten Grunde, dass die Variabilität der Bilder auf den betreffenden Stadien nicht dem Einflusse der Reagentien zugeschrieben werden darf, sondern wenn die Variabilität wirklich pathologischer Natur ist, den Schädlichkeiten, welchen die Würmer ausgesetzt sind, wenn das sie umgebende Medium, d. h. der Darminhalt, nach dem Tode des Wirthes physikalische und chemische Veränderungen erfährt.

Die Ascariseier lassen sich anstandslos in Serienschnitte von 5—3 μ zerlegen, falls man nur mit der Entwässerung und Einbettung sorgfältig verfährt. Ich ersetze zunächst das Conservirungsgemisch (Alkohol-Eisessig) durch 95% Alkohol, welcher solange erneuert wird, bis der Essigsäuregeruch geschwunden ist, sodann durch absoluten Alkohol, welcher zwei- bis dreimal zu

erneuern ist. Das Chloroform wird allmählich dem absoluten Alkohol zugesetzt, bis die Volumina von Alkohol und Chloroform gleich sind, darauf wird das Gemisch portionenweise abgegossen und durch reines Chloroform ersetzt. Die Einbettung geschieht in Glasdosendeckeln, welche zuerst sorgfältig gereinigt und dann inwendig mit Glycerin abgerieben wurden. In diese Glasschale kommt ein Stückchen Uterus oder eine Portion des Eiröhreninhaltes mit soviel Chloroform und geschabtem Paraffin, dass das Object bei der Verdunstung des Chloroforms niemals unbedeckt bleibt. Es empfiehlt sich bei der Einbettung die Temperatur sehr allmählich steigen zu lassen, weshalb ich die Schale zunächst aussen auf den Wärmeschrank stelle, bis das Paraffin geschmolzen ist und dann in Zwischenräumen von etwa einer Stunde durch die drei Abtheilungen des Wärmeschranks wandern lasse, bis dieselbe in der untersten angelangt ist, wo sie so lange bleibt, bis alles Chloroform verdampft ist. Ich benutze Paraffin, dessen Schmelzpunkt bei 54° Celsius liegt, wobei der Wärmeschrank entsprechend auf 54° regulirt ist. Alle Schnitte wurden einfach mit Wasser aufgeklebt, wobei ich gewöhnliches Leitungswasser verwendete. Die Objectträger waren vorher sorgfältig mit Alkohol gereinigt, die zu beklebende Fläche mit einem feuchten Lappen abgerieben und dann ein Wassertropfen mit dem Pinsel darauf ausgebreitet worden. Sollte der Wassertropfen beim Auflegen der Schnitte austrocknen, so kann man mit dem Pinsel nachhelfen. Die beschickten Objectträger bringe ich aussen auf den Wärmeschrank zwischen beide Glasdosendeckel, so dass sie einerseits vom Staube, anderseits von der Berührung mit der Metallwand des Wärmeschrankes geschützt sind und lasse sie dort liegen, bis alles Wasser verdampft ist. Die Schnitte sind dann vollkommen gestreckt und haften so fest, dass sich alle möglichen Manipulationen damit vornehmen lassen. Das Paraffin wird mit Xylol oder Terpentinöl entfernt, und es ist nicht nöthig, den Objectträger vorher bis zum Schmelzen des Paraffins zu erwärmen. Anderseits kann ich nicht finden, dass dieses nachträgliche Erwärmen der Schnitte erhebliche Schrumpfungen hervorbrächte, wie dies von M. Heidenhain behauptet wird.

Messungen zeigen, dass die Ascariseier durch das Einbetten nicht unbeträchtlich an Volumen abnehmen, also bei der Einbettung schrumpfen. Ist aber die Conservirung eine gute und

die Einbettung eine sorgfältige gewesen, so erfolgt die Schrumpfung ganz gleichmässig, d. h. die Umrisse der geschnittenen Eier bleiben rund, die Contour glatt und die Structuren erleiden keine Veränderungen. Auch ist die bei diesem Objecte durch die Einbettung bewirkte Schrumpfung nicht erheblicher als bei andern Zellen, welche keine Hüllen besitzen und auf welche die Conservirungsflüssigkeit direct einwirken kann. Derartige Objecte: Hodenzellen, Epithelzellen etc. nehmen durch Einbettung ebenfalls beträchtlich an Volumen ab. Ich glaube daher behaupten zu können, dass die Ascariseier durch die Einbettung in Bezug auf ihre feinere Structur keine irgendwie erhebliche Veränderungen erleiden. Schnittpräparate zeigen ganz dieselben Structuren, welche man an ganzen fixirten, gefärbten und aufgehellten Eiern erkennen kann, nur viel deutlicher.

Als Färbemittel für ganze Eier benutzte ich ein Gemisch von gleichen Theilen Jodgrün und Bismarckbraun und ein anderes von 2 Theilen Jodgrün auf einen Theil Säurefuchsin in 10% Glycerin gelöst. Die Jodgrün-Säurefuchsinlösung gibt, abgesehen von der Photographie, bessere Resultate als die Mischung von Jodgrün-Bismarckbraun; die Centralkörper treten bei dieser Behandlung besonders deutlich hervor.

Die Schnitte wurden ohne vorausgeschickte Stückfärbung mit dem M. Heidenhain'schen oder dem Benda'schen Eisenalaunhämatoxylin, oder mit Kernschwarz und Thionin, oder mit angesäuertem Delafield'schen Hämatoxylin gefärbt. Die Eisenhämatoxylinfärbung wurde jedesmal mit einer Vor- und Nachfärbung von Säurefuchsinpikrinsäure combinirt[1]). Das Heidenhain'sche Verfahren färbt das Chromatin und die Centralkörper intensiv schwarz, das Benda'sche gibt einen mehr bläulichen Ton. Während das Eisenhämatoxylin die Centralkörper durch und durch färbt und sie daher sehr deutlich macht, färben Kernschwarz und angesäuertes Delafield'sches Hämatoxylin lange nicht so intensiv, gestatten aber den feinern Bau der Centrosomen zu erkennen. Dasselbe kann man auch durch starkes Ausziehen des Eisenhämatoxylins erreichen, doch ist es schwer, den richtigen Grad der Färbung zu treffen.

1) Vor- und Nachfärbung mit Bordeaurot wurden ebenfalls angewendet, gaben jedoch keine besseren Resultate, die Grösse der Centralkörper unterschied sich bei diesem Verfahren nicht von denjenigen der Centralkörper nach Vorfärbung mit Säurefuchsin.

Alle Stadien wurden zuerst an ganzen gefärbten und in verdünntem Glycerin aufgehellten Eiern untersucht, welche durch Verschieben des Deckglases gerollt und in die gewünschte Lage gebracht wurden. Zu diesem Zwecke empfiehlt es sich, dünne Glasfäden unter das Deckglas zu bringen, um das Quetschen der Eier zu verhindern und die Ecken des Deckglases mit Wachsfüsschen zu versehen. Auf diese Weise kann man es so einrichten, dass das Deckglas den Eiern unmittelbar aufliegt, ohne dieselben zu quetschen, sodass jede Bewegung des Deckglases eine Lageveränderung der einzelnen Eier veranlasst. Sodann wurden Uterusstückchen, deren Inhalt vorher in toto geprüft worden war, in der bereits geschilderten Weise eingebettet, geschnitten und gefärbt. Bekanntlich sind in der Regel alle Eier desselben Abschnittes der Geschlechtsröhren annähernd auf dem gleichen Stadium der Entwicklung, daher genügt es einem Stückchen Uterus eine Probe zu entnehmen und daraus ein Totopräparat anzufertigen, um das Stadium zu bestimmen und man kann den Rest einbetten, schneiden und färben und sicher sein, dasselbe Stadium jetzt auf Schnitten vor sich zu haben. Die Totopräparate sind anfangs leichter zu verstehen als die Schnitte, welche dagegen feinere Details weit deutlicher zeigen und viel sicherere Schlüsse gestatten. Die Combination beider Methoden verschafft, glaube ich, einen bessern Einblick in die Verhältnisse des Ascariseies, als die Untersuchung in toto bisher gestattet hatte.

Im Innern der Weibchen befanden sich nur solche Eier, welche es höchstens bis zur Bildung der 1. Furchungsspindel gebracht hatten. Um ältere Stadien zu erhalten, brachte ich Stücke herauspräparirter Uteri in Urschälchen, welche ich in der feuchten Kammer stehen liess und in gewissen Abständen conservirte. Alle Eier, welche bis zur Herausnahme des Uterus schon auf dem Stadium der zwei Pronuclei standen, entwickelten sich normal weiter, sodass ich mir Material von Furchungsstadien in beliebiger Menge verschaffen konnte. Die Präparation wurde in derselben Weise für diese Stadien wie für die früheren vorgenommen.

Photographische Methoden.

Zur Aufnahme beiliegender Photogramme bediente ich mich des Zeiss'schen Stativs für Mikrophotographie und der grossen horizontalen Camera von Verick, welche ganz aus Metall und sehr solid gearbeitet ist. Diese Camera besitzt eine Einrichtung,

welche durch Einschaltung eines Prismas erlaubt, in dem eingeschalteten Mikroskop das Präparat direkt zu beobachten; schaltet man das Prisma aus, so projizirt sich das Bild auf die matte Scheibe oder auf die Platte. Man kann sich das Object auf dem Arbeitstisch einstellen und dann das Mikroskop ohne Weiteres in die Camera einsetzen, und es genügen ganz geringfügige Drehungen der Mikrometerschraube, um das Bild auf der matten Scheibe einzustellen. Sämmtliche Photogramme wurden mit der homogenen Oelimmersion apochrom. 2 mm Brennweite und den Projectionsocularen 2 und 4 angefertigt.

Bekanntlich nimmt das Ascarisei bei der Bildung der Eihüllen beträchtlich an Grösse ab, der Durchmesser des eigentlichen Keimes ist nach der Bildung der Richtungskörper nur etwa halb so gross als auf dem Stadium, wo das Spermatozoon eindringt. Daher verwendete ich das schwächere Projectionsocular (2) zur Aufnahme der frühen, das stärkere (4) zur Aufnahme der Stadien nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers. Bei constanter Länge der Camera beträgt die Vergrösserung für Obj. 2 mm Oc. 2 700, für Oc. 4 1400. Als Lichtquelle benutzte ich einen Zirkoncylinder, welcher durch Leuchtgas und Sauerstoff zum Glühen gebracht wurde. Dieses Licht wurde vermittelst eines Systems von 2 grossen planconvexen Linsen gesammelt.

Die Expositionszeit variirt nach der Beschaffenheit des Präparats, der Platte und der Weite der Blende, wenn man die Stärke der Lichtquelle als constant betrachtet. Ich verwende den photographischen Condensor von Zeiss mit der zugehörigen Irisblende, welche durch zwei Schrauben sehr genau centrirt werden kann. Den Condensor schraube ich soweit gegen das Präparat hinauf, bis das auf die matte Scheibe entworfene Bild die grösste Helligkeit zeigt. Bei weit offener Blende und gewöhnlichen nicht orthochromatischen Platten genügt dann bei Obj. 2 mm, Projoc. 2 eine Expositionszeit von 15 Secunden, bei Projoc. 4 30 Sec. Bei orthochromatischen Platten geht durch Einschaltung des Lichtfilters ein guter Theil des Lichtes verloren, sodass ich die Expositionszeit auf das Doppelte verlängern musste [1]).

1) Diese Angaben beziehen sich auf Platten von Schleussner in Frankfurt a. M. In der letzten Zeit bediene ich mich ausschliesslich der Platten der Berliner Actiengesellschaft, die weniger lichtempfind-

Intensiv gefärbte Präparate, wie diejenigen, welche dieser Untersuchung zu Grunde liegen, lassen sich sehr gut bei weit offener Blende photographiren, dagegen ist eine enge Blende bei schwach gefärbten oder ungefärbten Objecten vortheilhafter, man muss aber dann entsprechend länger exponiren, bei Projec. 4 etwa $1^1/_2$ Minuten.

Selbstverständlich lassen sich keine unabänderlichen Regeln für die Expositionszeit angeben, auch wenn man die Lichtquelle als constant betrachtet, da die Dicke des Objectes, die Intensität der Färbung, die verschiedenen Färbungen etc., die Expositionszeit innerhalb gewisser Grenzen schwanken lassen und dieselbe in der Praxis nur durch Versuche festgestellt werden kann.

Specieller Theil.

Spermatozoen und Ovocyte erster Ordnung.

Bekanntlich dringt das Spermatozoon in das Ei von Ascaris Megalocephala ein, wenn dieses noch keine Richtungskörper gebildet hat, also nach der heute vorherrschenden Nomenclatur auf dem Stadium der Ovocyte erster Ordnung sich befindet. Um den Befruchtungsvorgang richtig beurtheilen zu können, muss man daher eine Vorstellung von dem Bau des Spermatozoons und der Ovocyte erster Ordnung haben.

Während in der Mehrzahl der Fälle die Samenkörper in den Geschlechtswegen der Männchen den höchsten Grad ihrer Differenzirung erreichen, ist dies bei Ascaris megalocephala nicht der Fall, da hier die Samenzellen auf dem Stadium der Spermatide durch die Begattung in die Geschlechtsleiter des Weibchens eingeführt werden und dort angelangt ihre Verwandlung in die ausgebildeten Spermatozoen durchmachen. Aus der zweimal wiederholten Zweitheilung einer Spermatocyte erster Ordnung entstehen vier Spermatiden, welche einige Zeit noch durch einen Träger verbunden bleiben, welcher annähernd die Gestalt eines Ordenskreuzes hat (Cytophor van Beneden). Dieser Träger entsteht meiner Ansicht nach aus den extracellulären Resten der Verbindungsfasern, d. h. aus Resten der Spindeln der beiden sogenannten Reifungstheilungen und bleibt, nachdem die Spermatiden

lich sind aber weit härtere Bilder liefern. Diese Platten muss man durchschnittlich zweimal solange exponiren als die Schleussnerplatten.

frei geworden sind, im Vas deferens des Männchens liegen. Die Spermatiden sind kugelig, besitzen einen central gelegenen, homogenen Kern, welcher etwas länglich ist und die Zusammensetzung aus zwei Chromosomen auf meinen Präparaten nicht erkennen liess, obgleich ich fast ausschliesslich die Varietas bivalens untersuchte. Das Cytoplasma der Spermatide enthält zahlreiche, rundliche, ziemlich ansehnliche Körner, welche jedenfalls Deutoplasma sind und gewissermassen ein Homologon der Dotterkugeln des Eies bilden; thatsächlich wurden derartige Einlagerungen in den männlichen Geschlechtszellen öfters als Dotterkörner bezeichnet. Diese Deutoplasmakörner scheinen vorzugsweise in den Knotenpunkten des cytoplasmatischen Wabenwerkes zu liegen und zeigen öfters eine concentrische Lagerung um den Kern. Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, das Centrosoma der Spermatide zu finden; zu diesem Zwecke müsste man das Schicksal der Centralkörper während und nach der letzten Reifungstheilung continuirlich verfolgen, was ich später auszuführen gedenke. Die Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon findet im Uterus des Weibchens statt, wie A. Schneider (116), Nussbaum (96) und van Beneden (5) gezeigt haben. Hier trifft man zunächst zahlreiche Samenkörper an, welche noch ganz das Aussehen der Spermatide haben; aus ihrem Cytoplasma, nicht aus dem Kern, wie Auerbach behauptet, wächst ein Fortsatz aus, welcher ein deutlich wabiges Gefüge besitzt und von einer Alveolarschicht umgeben ist. Dieser Fortsatz wird immer grösser, wächst zu einer Länge aus, welche dem Durchmesser der sphärischen Spermatide etwa gleichkommt, und wird dann allmählich breiter, so dass der Querdurchmesser des Fortsatzes schliesslich annähernd ebensogross ist wie derjenige des rundlichen Theiles, welcher den Kern umgibt (Taf. XV, Fig. 1, 2 u. 3). Die Spermatide nimmt also zuerst den „type campanuliforme“ (van Beneden) an (Taf. XV, Fig. 2), schliesslich den „type conoïde“ (Taf. XV, Fig. 3) an. Dabei wird der ursprüngliche Zellkörper der Spermatide gegen den Fortsatz durch eine bogenförmige stärker färbbare Linie abgesetzt, in deren Mitte man bei günstigen Exemplaren ein rundliches, ebenfalls durch gewisse Methoden stark färbbares Körperchen bemerkt, dessen spätere Rolle und Schicksal beweisen, dass es einem Centralkörper oder Centrosoma entspricht (Fig. 2). In Fig. 3 ist das Centrosoma nach hinten etwas verlagert. Der innere, stärker lichtbrechende Theil

des kegelförmigen Fortsatzes, also der ganze Fortsatz mit Ausschluss der ihn umgebenden Alveolarschicht, wurde von van Beneden als Glanzkörper (corps réfringent) bezeichnet. Der Glanzkörper zeigt sehr eigenthümliche Färbungsverhältnisse, indem er durch Jodgrün und Methylgrün sich intensiv blau tingirt, während der Kern stark dunkelgrün bleibt. Theoretische Gründe und Vergleiche mit der Umwandlung der Spermatiden anderer Formen in Spermatozoen, auf welche ich an anderer Stelle zurückzukommen beabsichtige, veranlassen mich, den Glanzkörper als einen ächten Nebenkern, d. h. als einen Rest der Spindel der letzten Reifungstheilung aufzufassen. Das Auswachsen des Fortsatzes, welcher den Glanzkörper enthält, erinnert so lebhaft an die Bildung des Schwanzes der Spermatozoen anderer Formen (speziell bei den Nematoden an die Bildung des Schwanzes der Samenkörper der Oxyuriden), dass ich kein Bedenken trage, den ganzen Fortsatz als einen rudimentären Schwanz zu betrachten. Höchst wahrscheinlich dürfte der Glanzkörper selbst dem Axenfaden gleichgesetzt werden, die bogenförmige Linie, welche den vorderen runden Theil des Spermatozoons, also den Kopftheil von dem Schwanze scheidet, dem Mittelstück entsprechen, welches das Centrosoma führt. Der rundliche Kopftheil unterscheidet sich also von dem Kopfe der meisten Spermatozoen anderer Formen dadurch, dass die protoplasmatische Hülle um den Kern, wie bei vielen andern Nematoden, ausserordentlich stark ausgebildet und der Kern verhältnissmässig klein und abgerundet ist, statt relativ sehr ansehnlich und in die Länge gestreckt zu sein.

Die von der Rachis abgelösten Eier oder richtiger Ovocyten 1. Ordnung (Taf. XV, Fig. 4) sind annähernd kugelförmig, mit central gelegenen Kern- oder Keimbläschen. Der Kern ist bläschenförmig, im Leben prall und abgerundet, im Präparat meistens etwas geschrumpft, wodurch die Oberfläche gewöhnlich nicht ganz glatt erscheint. Das achromatische Gerüstwerk des Keimbläschens, oder das Liningerüst, zeigt einen ausgesprochenen wabigen Bau und das Chromatin ist in Gestalt zweier prismatischer, langgestreckter Elemente oder Chromosomen vorhanden, welche je aus vier miteinander verbundenen Fäden zusammengesetzt sind, sodass jedes Element einer sogenannten Vierergruppe entspricht. Die einzelnen Fäden bestehen aus hintereinander gereihten Alveolen einer weniger färbbaren Sub-

stanz, welche sich dem Linin wesentlich gleich verhält und das Chromatin ist in den Alveolenknoten in Gestalt von Körnern eingelagert. Das Cytoplasma enthält zahlreiche Vacuolen, welche Dotterkugeln entsprechen, deren Inhalt durch die fixirenden Reagentien ausgezogen wird, ausserdem in vielen Fällen die von van Beneden genauer beschriebenen Krystalle. Diese deutoplasmatischen Einschlüsse sind wesentlich auf die Peripherie des Zellleibes beschränkt, während der centrale Theil, d. h. die Umgebung des Keimbläschens aus einem viel homogeneren Protoplasma besteht, dessen Gefüge ein fein wabiges ist (Taf. XV, Fig. 4). Zwischen den Vacuolen erstrecken sich Protoplasmazüge, welche zusammen ein sehr grobes Netzwerk darstellen, stets aber lassen sich diese Züge in eine Anzahl hinter- und nebeneinander gereihter Alveolen auflösen, deren Durchmesser derjenigen der Alveolen des centralen homogeneren Protoplasmas gleichkommt. Demnach kann in der Ovocyte erster Ordnung zunächst eine sehr grobschaumige Structur nachgewiesen werden, welche durch die deutoplasmatischen Einschlüsse bedingt wird und analogen, bei pflanzlichen Zellen sehr verbreiteten, bei thierischen Zellen selteneren Verhältnissen (Actinosphärium) entspricht, weiter eine viel feinere Schaumstructur, die, meiner Ansicht nach, in allen thierischen und pflanzlichen Zellen nachweisbar sein dürfte.

Auf diesem Stadium erfolgt die Befruchtung oder richtiger Besamung durch die in den Uterus eingedrungenen Spermatozoen (Fig. 7). Bemerkenswerth ist, dass das Uterusepithel eine Art von Rinne bildet, in welcher die Spermatozoen besonders stark angehäuft sind und von der aus sie sich zwischen die Ovocyten und die übrigen Epithelzellen vertheilen. Polyspermie habe ich an meinen Präparaten nur äusserst selten beobachtet.

Bildung der Richtungskörper.

Während das Spermatozoon in einer bogenförmigen Linie sich nach dem Eimittelpunkt begibt, bildet sich das Keimbläschen zur ersten Richtungsspindel um und rückt nach der Eioberfläche hin (Taf. XV, Fig. 5, 6, 7). Ich habe diesem Vorgang verhältnissmässig wenig Aufmerksamkeit geschenkt und mich wesentlich auf das Studium der Centrosomen an den Enden der Richtungsspindeln beschränkt. Beide Richtungskörper zeigen eine sehr grosse Variabilität in ihrer Lagerung und Gestalt. Man

findet nebeneinander in demselben Präparat zweipolige, tonnenförmige Spindeln, wie sie Boveri zeichnet (Fig. 11), sehr selten zweipolige, an den Enden spitz zulaufende, wie sie Carnoy abbildet, sehr häufig dreipolige (corps ypsiliforme van Beneden), nicht selten vierpolige, d. h. solche, wo zwei gewöhnliche zweipolige Spindeln parallel nebeneinander gelagert sind. An den spitz zulaufenden Polen bemerkt man gewöhnlich ein kleines rundes Körperchen, welches durch Stellung, Aussehen und färberisches Verhalten einem Centrosom entsprechen dürfte, bei spitzpoligen einfachen Spindeln an jedem Pole eines, also im Ganzen zwei, bei den dreipoligen im Ganzen drei, bei den vierpoligen vier. An den abgestumpften Polen der tonnenförmigen Spindeln liegen an jedem Pol mehrere kleinere derartige Körperchen, welche geradlinig und parallel zur Aequatorialplatte nebeneinander angeordnet und durch einen deutlichen Zwischenraum von den Enden der sogenannten Spindelfasern getrennt sind. Diese Gebilde halte ich für abgeplattete, in seitlicher Ansicht stäbchenförmige, in polarer Ansicht scheibenförmig abgeplattete Centralkörper. Die Richtungsspindeln zeigen ein ausgeprägtes, netzigwabiges Gefüge, wie schon aus den Arbeiten van Beneden's und Boveri's hervorgeht. Bei der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers konnte ich ein sehr deutliches Zwischenkörperchen (Zellplatte) bemerken. Was die Lage der Richtungsspindeln anbelangt, so stehen sie sehr häufig tangential, d. h. senkrecht zum Eiradius, oder schräg.

Bildung der sogen. Vorkerne.

Schon auf dem Wege nach dem Eimittelpunkt zeigt das Spermatozoon gewisse Veränderungen, welche schliesslich zu seinem Zerfall führen. Zunächst muss ich bemerken, dass ich auf meinen Präparaten in der grossen Mehrheit der Fälle nur das Eindringen von kegelförmigen Samenkörpern beobachten konnte. Kurz nach dem Eindringen verkürzt sich der Glanzkörper zu einem rundlichen Gebilde (Taf. XV, Fig. 5, 6, 9), die Alveolarschicht des Schwanzfortsatzes wird aufgelöst, der kugelförmige Glanzkörper liegt nun unmittelbar im Eiplasma, wo er gewöhnlich aufgelöst oder seltener aus dem Ei ausgestossen wird, um schliesslich zwischen Ei und Eimembran zu liegen. Beim Anfang der Umwandlung und Auflösung des Glanzkörpers ist die ihn umgebende Alveolarschicht sehr deutlich (Taf. XV, Fig. 9).

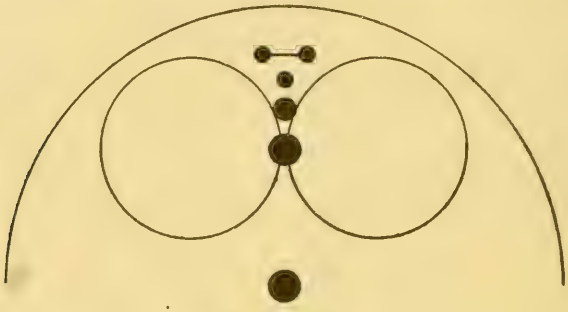
Erst wenn das Eicentrum erreicht ist, zerfällt auch der Kopftheil des Spermatozoons (Fig. 8), zeitlich nach der Bildung des ersten und vor der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers. Die protoplasmatische Hülle, welche den Kern umgibt, wird aufgelöst, der Kern selbst zeigt eine deutliche Zusammensetzung aus zwei chromatischen Elementen und schwillt allmählich zu einem bläschenförmigen Gebilde, dem sogenannten männlichen Vorkern (Pronucleus masculinus) an. Ich habe schon betont, dass in der Ovocyte erster Ordnung das feinwabige Protoplasma vorzugsweise um den Eimittelpunkt angesammelt ist, während die deutoplasmatischen Einlagerungen auf die Peripherie beschränkt sind; auch jetzt begegnen wir denselben Verhältnissen und der Spermakern liegt nun in dieser centralen Anhäufung, während die zweite Richtungsspindel sich an der Eioberfläche befindet. Das Aussehen des centralen Theiles des Eies ist aber jetzt ein ganz anderes, als es bei der Ovocyte erster Ordnung der Fall war, weil zahlreiche, sich intensiv färbende Körner darin eingelagert sind, welche sich auf die Körner in den Knotenpunkten der Alveolen des Spermatozoenkopftheiles zurückführen lassen. Die protoplasmatische Hülle des Spermakerns schickt nämlich zuerst pseudopodienartige Fortsätze aus, welche dem Kopftheile das Aussehen einer Amöbe verleihen und wird dann aufgelöst, wobei die Körner sich im centralen Eiplasma zerstreuen und um den Spermakern einen dunkeln Hof bilden (Taf. XV, Fig. 10, 11, 12), welchen ich als Detrituszone bezeichne. Zunächst liegt aber der Spermakern nicht ganz frei in der Detrituszone, sondern steckt noch zur Hälfte in einem Rest des Kopftheiles, welcher durch das Mittelstück zusammengehalten wird (Fig. 8), wogegen der Centralkörper sich sehr bald vom Mittelstück ablöst und an günstigen Präparaten in einiger Entfernung vom Spermakern, innerhalb der Detrituszone, nachweisbar ist, da er sich von den Körnern durch seine Grösse und sein Verhalten gegen Farbstoffe unterscheidet (Fig. 8). Erst allmählich arbeitet sich der Spermakern aus dem Reste des Kopftheiles und dem Mittelstück heraus, der in Gestalt eines vertieften Napfes oder Calotte längere Zeit, öfters noch eine Weile nach der Conjugation der sogenannten Vorkerne, bestehen bleibt. Während dieser Zeit schwillt der Spermakern immer mehr an und rückt aus der Detrituszone heraus, nach der Peripherie zu (Fig. 13) und zwar in der Richtung des jetzt aus der inneren Hälfte der zweiten Richtungsspindel hervorgegangenen

weiblichen Pronucleus. Auch der Centralkörper verlässt gewöhnlich die Detrituszone (Fig. 13) und liegt frei in dem Eiplasma, darf daher, da er von keiner Schicht besonders structurirten Protoplasmas umgeben ist, als ein nacktes Centrosoma bezeichnet werden. Auch der weibliche Pronucleus entsteht von vornherein als ein einheitliches kleines Bläschen, welches immer mehr anschwillt (Taf. XV, Fig. 12) und von der Eioberfläche nach dem Eicentrum zu wandert. In einigen wenigen Fällen konnte ich in der Nähe des sich anlegenden weiblichen Vorkernes ein kleines, rundliches, nach gewissen Methoden stark färbbares Körperchen beobachten, welches ich als das Centrosoma des inneren Poles der zweiten Richtungsspindel auffasse, das höchst wahrscheinlich durch Condensation und Abrundung aus dem ursprünglich scheibenförmigen Centralkörper der zweiten Richtungsspindel (am innern Pole) hervorgegangen ist.

Conjugation der Vorkerne.

Bald erreichen die Vorkerne ihre definitive Grösse, wobei ihr Durchmesser etwa einem Drittel des Eidurchmessers gleichkommt. Unterdessen ist der weibliche Pronucleus annähernd um die Hälfte des Eiradius nach dem Eimittelpunkte zu, der männliche annähernd um die gleiche Länge in der Richtung zum weiblichen Pronucleus hin von dem Eimittelpunkt weggerückt. Bei dieser Wanderung der Vorkerne liegen ihre Mittelpunkte nicht auf demselben Eiradius, sodass die Pronuclei gewöhnlich, beide gleich weit von der Eioberfläche und dem Eimittelpunkte, aufeinanderstossen (Taf. XV, Fig. 15, 16, 17). Natürlich kommen gewisse Schwankungen in den Lagerungsverhältnissen vor, wodurch bald der eine, bald der andere Kern dem Eicentrum oder der Eiperipherie näher ist (Taf. XV, Fig. 14 u. 18). Dagegen befinden sich beide Kerne stets annähernd auf demselben Stadium der Entwicklung. Bei ihrem Wachsthum lockert sich das Chromatin, welches zuerst zwei homogene Klumpen (Taf. XV, Fig. 12) bildete, immer mehr auf, wobei das achromatische Gerüstwerk wieder deutlich wird und, wenn sie ihre definitive Grösse erlangt haben, ist das Kerninnere von einem gleichmässig wabigen Gerüstwerk von Linin erfüllt, in dessen Knotenpunkten die Chromatinkörner eingelagert sind (Taf. XV, Fig. 14). Jeder Kern zeigt ausserdem einen, nicht sehr ansehnlichen Nucleolus. Allmählich sammelt sich in der centralen Gegend der Kerne immer

mehr Flüssigkeit an, welche Linin und eingelagertes Chromatin nach der Peripherie hin verdrängt (Fig. 17). Hier ordnet sich ein Theil des Linins zu fortlaufenden Strängen an, die aus hintereinander gereihten Alveolen bestehen, in welchen die Chromatinkörner eingelagert sind, d. h. die Kerne befinden sich jetzt auf dem Stadium des lockeren Knäuels (Fig. 15). Es ist mir nicht möglich gewesen mit Sicherheit zu entscheiden, ob jeder Vorkern einen oder zwei Fäden enthält, doch habe ich eher den



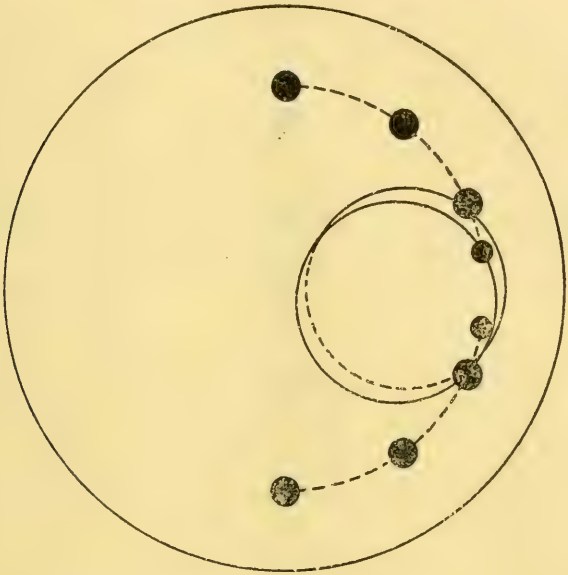
Textfig. 1.
Polare Ansicht der conjugirten Pronuclei.

Eindruck gewonnen, dass zuerst nur ein Chromatinfaden vorhanden ist. Nun tritt eine Verkürzung des Kernfadens ein (Fig. 18) und dabei zeigt sich, dass derselbe, statt wie früher aus einer einfachen Reihe von Alveolen zu bestehen, jetzt zwei nebeneinander gelagerte Reihen aufweist, wodurch die Theilung des Kernfadens vorbereitet wird.

Auf meinen Präparaten berühren sich die fertigen Vorkerne gewöhnlich in einem Punkte (Fig. 17), manchmal platten sie einander gegenseitig etwas ab (Fig. 18), sie sind selten durch einen deutlichen Zwischenraum voneinander geschieden, noch seltener verschmelzen sie miteinander, doch habe ich in einigen Fällen an ganzen Eiern und an Schnitten eine Verschmelzung mit Sicherheit nachweisen können.

Man kann auf dem Stadium der conjugirten Pronuclei, der Bequemlichkeit halber, drei Hauptaxen an dem kugeligen Ei unterscheiden, nach welchen sich die Theilung und Einstellung der Centralkörper der ersten Richtungsspindel beurtheilen lassen. Ich nenne die Ebene, welche durch den Eimittelpunkt und durch die Mittelpunkte der beiden Vorkerne gelegt ist, die Aequatorialebene und jeden dazu parallel geführten Schnitt einen Quer-

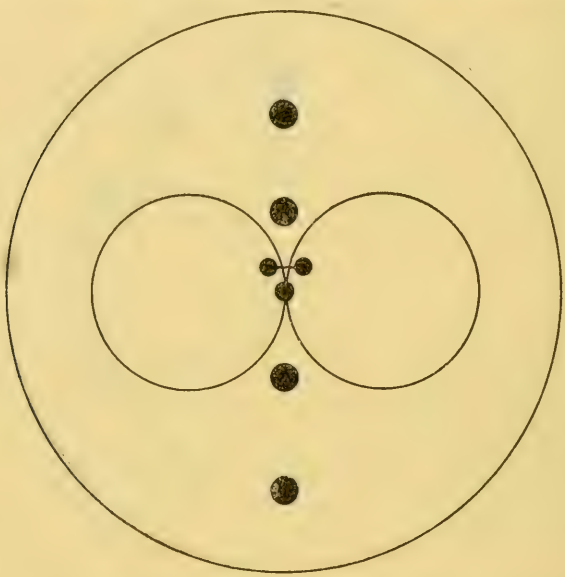
schnitt. Die durch den Eimittelpunkt und den Berührungspunkt der einander tangirenden Vorkerne gelegte Ebene wäre ein medianer Sagittalschnitt und steht senkrecht auf der Aequatorialebene; jeder parallel zu der Sagittalebene geführte Schnitt ist ein Sagittalschnitt. Endlich bezeichne ich als Frontalebene diejenige, welche senkrecht zur Aequatorialebene durch die Mittelpunkte der beiden Vorkerne gelegt wird; jeder zu dieser Ebene parallel geführte Schnitt ist ein Frontalschnitt.



Textfig. 2.
Seitliche Ansicht der conjugirten Pronuclei.

Kehren wir zu dem vom Spermatozoon eingeführten, zuletzt nackt im Eiplasma gelegenen Centrosoma zurück, so finden wir, dass er meist ungetheilt die Detrituszone verlassen hat. Ausnahmsweise kann aber die Theilung innerhalb der Detrituszone stattfinden. Etwas häufiger theilt sich das Centrosoma ausserhalb der Detrituszone, ohne besondere Beziehungen zu den Vorkernen aufzuweisen. Das gewöhnliche Verhalten ist folgendes: das ungetheilte Centrosoma befindet sich zwischen den sich einander nähernden Vorkernen und kommt, wenn dieselben aufeinanderstossen, in den nach der Eiperipherie gewendeten Zwischenraum zwischen den Pronuclei zu liegen, wozu Fig. 15, Taf. XV

als Illustration dienen mag (obgleich man hier nur das eine, aus der Theilung des Spermatocentrosomas, Tochtercentrosomas sieht). Bemerkenswerth ist dabei erstens, dass das Centrosoma in der Aequatorialebene liegt, zweitens, dass es regelmässig in der Zeit, welche zwischen seinem Freiwerden und seiner Einstellung verflossen ist, an Grösse beträchtlich abgenommen hat. Der Centralkörper liegt ferner in einer Anhäufung von feinwabigem Protoplasma, welcher keine regelmässige Begrenzung aufweist, sondern



Textfig. 3.
Frontale Ansicht der conjugirten Pronuclei.

unmerklich in das übrige feinwabige Protoplasma übergeht, das sich zwischen die Deutoplasmavacuolen vertheilt. Zunächst zeigt das Protoplasma in der Umgebung des Centralkörpers keine besondere Anordnung in Bezug auf den Centralkörper selbst, zuweilen aber lässt sich vor der jetzt zu besprechenden Theilung des Centrosomas, eine Gruppirung der Alveolen zu concentrischen Kugelschalen um dasselbe beobachten, niemals aber eine radiäre (Strahlung). Nun wird das Centrosoma länglich, dann hantelförmig, und schliesslich theilt es sich, wobei der Griff der Hantel zu einem langen Faden ausgezogen wird, welcher schliesslich in der Mitte einreisst. Ich kann mit Bestimmtheit behaupten, dass

die Fadenhälften sich nicht in einzelne Fasern auflösen, sondern dass jede Hälfte in das zugehörige Tochtercentrosoma eingezogen wird, sodass die Theilung des Centrosomas in ganz auffallender Weise an einen Modus der direkten oder amitotischen Kerntheilung erinnert, welcher beispielsweise bei den Protozoen öfters beobachtet worden ist. War das feinwabige Protoplasma um den ungetheilten Centralkörper schon in Gestalt concentrischer Kugelschalen angeordnet, also eine sogenannte Sphäre oder ein kugelförmiges Centroplasma vorhanden, so theilt sich dieses mit dem Centrosoma selbst, gewöhnlich aber tritt erst nach der Theilung des Centrosomas um jedes Tochtercentrosoma ein Centroplasma auf (Taf. XV, Fig. 16 u. 19). Die Theilung des Centralkörpers zeigt, bezüglich der Ebene, in welcher sie sich abspielt, eine sehr grosse Variabilität: die Tochtercentrosomen können zunächst in der Aequatorialebene liegen, oder ihre Verbindungslinie steht schräg zu derselben (Taf. XV, Fig. 19), endlich findet die Theilung des Centrosomas öfters in einer Frontalebene statt (Fig. 16) (Schema I, Textfig. 1).

Bildung der ersten Furchungsspindel.

Früher oder später erfolgt ein Vorgang, welchen ich als die Einstellung der Centrosomen bezeichnen möchte, und der darin besteht, dass die Verbindungslinie der Centralkörper sich senkrecht auf die Aequatorialebene und eine Gerade einstellt, welche von dem Eimittelpunkt senkrecht zur Verbindungslinie der Vorkernmittelpunkte gezogen wird (vergl. Schemata 1, 2, 3).

Hat die Theilung der Centralkörper in einer Frontalebene stattgefunden, so ist die spätere Spindelaxe schon eingestellt, fand dagegen die Theilung in der Aequatorialebene oder schräg zu derselben statt, so dreht sich die Verbindungslinie der Centrosomen allmählich, bis sie sich in der richtigen Lage befindet. Wie schon das ungetheilte Centrosoma nach aussen (peripherwärts) von den conjugirten Vorkernen lag, so liegen auch die Tochtercentrosomen in der Nähe der Eioberfläche und die Vorkerne zwischen ihnen und dem Eimittelpunkt (Taf. XV, Fig. 15 u. 16) (Schemata 2 u. 3). Während die Tochtercentrosomen durch den Faden miteinander verbunden sind, kann unter Umständen um jedes ein kugeliges Centroplasma entstehen, in der Regel aber treten sogenannte Sphären erst nach der Rückbildung des

Fadens auf, es ist aber noch immer keine Spur einer radiären Anordnung des Centroplasmas zu erkennen. Die Strahlenbildung erfolgt erst nach der Einstellung der Centralkörper, ist zunächst auf die kugeligen Centroplasmen beschränkt (Taf. XVI, Fig. 1), breitet sich aber allmählich immer mehr aus, sodass schliesslich die beiden Centrosomen durch ein System von Alveolenzügen miteinander verbunden werden, welches man als eine junge Centralspindel bezeichnen kann. In der jungen Centralspindel verlaufen die sogenannten Spindelfasern ununterbrochen von einem Pol zum anderen, aber so, dass die peripheren stark bogenförmig gekrümmt sind, wobei natürlich die Convexität von der Spindelaxe abgewendet ist. In vielen Fällen entspricht die Spindelaxe selbst keiner Geraden, sondern einem Bogen, dessen Convexität nach der Eioberfläche zu gerichtet wird. Die junge Spindel ist zunächst durchaus extranucleär, d. h. sie liegt ganz ausserhalb der Vorkerne, welche noch immer eine deutliche Membran oder Aussenschicht zeigen. Hierauf erfolgt ein Auseinanderweichen der Spindelpole und eine Wanderung der Centrosomen nach der Eiaxe zu, welche senkrecht zur Aequatorialebene durch den Mittelpunkt des Eies geführt wird und der Axe der fertigen ersten Furchungsspindel entspricht (Schema 2). Wie in Schema 2 angedeutet ist, vollzieht sich das Auseinanderweichen der Centrosomen (resp. der Spindelpole) nicht in einer Geraden, sondern in einer bogenförmigen Linie, sodass die Spindelaxe, welche, wie schon erwähnt wurde, der Eiaxe parallel ist, sich dieser immer mehr nähert. Natürlich sind auch gewisse Schwankungen der Spindelaxe während ihrer Wanderung nach dem Eicentrum zu beobachten, doch vollzieht sich der Vorgang an den von mir beobachteten Eiern im grossen Ganzen regelmässig in der erwähnten Weise. In dem Maasse wie die Centrosomen auseinanderrücken, nimmt ihre Grösse immer mehr zu (vgl. Taf. XV, Fig. 16 und Taf. XVI, Fig. 2, 3, 4) und die von den Centralkörpern ausgehende Polstrahlung wird immer mächtiger. Während zunächst nur extranucleäre Spindelfasern vorhanden waren, sieht man sehr bald innerhalb der Pronuclei (Taf. XVI, Fig. 2) sogenannte Fasern oder Alveolenzüge auftreten, die offenbar aus dem Theile des achromatischen Gerüstwerkes des Kernes stammen, welcher nicht zur Bildung des Kernfadens verbraucht worden ist. Es lässt sich nämlich feststellen, dass die sogenannten Fasern,

welche zu den Chromosomen laufen, bogenförmig und ohne Unterbrechung von einem Centrosoma zum andren ziehen, ohne in der Nähe der Kernschleifen eine Knickung zu zeigen, ferner dass die Kernmembranen noch vollständig erhalten sind. Bald darauf werden die Vornkernmembranen an den Spindelpolen undeutlich (Taf. XVI, Fig. 3) und schliesslich verschwinden die Kernmembranen ganz (Taf. XVI, Fig. 5). Hand in Hand mit diesen Vorgängen hat der Kernfaden jedes Pronucleus gewisse Veränderungen durchgemacht; zunächst kann man erkennen, dass in jedem Vorkern zwei getrennte längsgespaltene Fäden vorhanden sind, die ursprünglich mit ihrer Längsaxe parallel zur Spindelaxe liegen (Taf. XVI, Fig. 3), allmählich aber sich senkrecht zu derselben einstellen (Taf. XVI, Fig. 4—9), mit anderen Worten, es bildet sich die Aequatorialplatte der 1. Furchungsspindel.

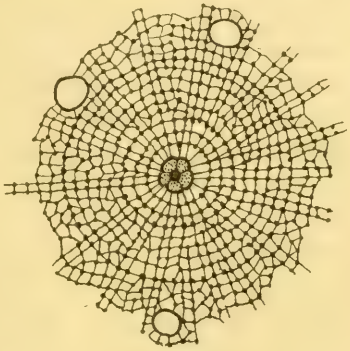
Während die Spindelpole auseinanderrücken, die Aequatorialplatte sich bildet und die ganze Spindel der Eiaxe sich nähert, verändert sich die Gestalt der achromatischen Spindel dadurch, dass die Fasern, die ursprünglich bogenförmig von einem Pol zum andern verliefen, im Aequator der Spindel eine Knickung erfahren (Taf. XVI, Fig. 5 u. 6), welche immer deutlicher hervortritt (Taf. XVI, Fig. 9). Die Knickung beschränkt sich aber auf diejenigen Alveolenzüge oder Fasern, welche von den Centralkörpern nach den Chromosomen ziehen, während die übrigen ununterbrochen, gerade (die axialen) oder bogenförmig (die peripheren), von einem Pole zum andern verlaufen (Taf. XVI, Fig. 5, 6 u. 9). Die Chromosomen selbst zeigen eine ziemliche Variabilität in ihrem Verhalten, da die Längsspaltung zuweilen schon vor der Vollendung der Aequatorialplatte soweit gediehen sein kann, dass die beiden Tochterchromosomen nur noch an den Enden zusammenhängen (heterotypischer Modus). In den meisten Fällen tritt die Längsspaltung nur dadurch hervor,. dass die Tochterfäden durch eine einfache Wabenlage achromatischer Substanz voneinander getrennt sind (lame intermédiaire van Beneden). Die polare Ansicht auf die fertige Aequatorialplatte zeigt, dass sie aus vier Chromosomen besteht (Taf. II, Fig. 13), welche öfters zu je zweien zwei getrennte Gruppen bilden (Taf. XVI, Fig. 12).

Von dem Eindringen des Spermatozoons ab, bis zum Moment, wo die beiden Vorkerne gebildet sind, nimmt das Volumen

des Eies beträchtlich ab und zwar so, dass der Eiradius auf dem Stadium der conjugirten Pronuclei etwa nur halb so gross ist, als auf dem Stadium, wo der Samenkörper in das Ei eindrang. Bei dieser Zusammenziehung wird sehr viel Flüssigkeit nach aussen abgegeben, welche wahrscheinlich zur Bildung der perivitellinen Hülle verwendet wird, die Zahl und Grösse der Vacuolen (deutoplasmatische Einschlüsse) verringert sich immer mehr, wobei die Protoplasmastructur eine immer gleichmässigere, feinwabige wird. Während noch auf dem Stadium der Bildung des 2. Richtungskörpers die Peripherie des Eies von grossen Vacuolen durchsetzt wird (Taf. XV, Fig. 11) und somit ein grobschaumiges Ectoplasma von einem feinwabigen Entoplasma unterschieden werden konnte, tritt dieser Contrast auf dem Stadium der conjugirten Vorkerne (Taf. XV, Fig. 14) lange nicht so deutlich hervor. Die Grundstructur des Protaplasmas ist aber stets eine feinwabige, auf allen Stadien ist eine Alveolarschicht nachweisbar. Es bleiben immer noch einige Vacuolen erhalten, welche um die Spindel einen Mantel bilden können, während die peripherstenTheile des Eies und die Umgebung der Centrosomen einen gleichmässig feinwabigen Bau zeigen (Taf. XVI, Fig. 8). Bald nach der Theilung des Spermocentrums wachsen die Centralkörper (Tochtercentrosomen) und gleichzeitig ordnet sich um jedes das feinwabige Protoplasma zu concentrischen Kugelschalen an, später macht sich eine radiäre Anordnung der Alveolen bemerklich, welche schliesslich zur Spindelbildung führt. Die Centralkörper selbst erreichen das Maximum ihrer Grösse schon auf dem Stadium, wo Fasern oder Alveolenzüge innerhalb der Pronuclei auftreten (Taf. XVI, Fig. 2[1]) u. 3). Das Centrosoma zeigt dann einen feineren Bau (Textfig. 4); um eine centrale, ziemlich kleine, stark färbbare Alveole sind mehrere grössere weniger färbbare Alveolen radiär angeordnet. Das centrale Bläschen entspricht dem Centralkorn, (Centriole) Boveri's, die peripheren Alveolen zusammen vielleicht dem Centrosomamantel Häcker's. Jedes Centroplasma (Sphäre) ist deutlich feinwabig gebaut, an Schnitten, welche mit E. A. H. gefärbt sind, kann meistens ein helles Höfchen um den Centralkörper nicht wahrgenommen werden (zone médullaire van Be-

1) In Fig. 2 ist der Centralkörper nicht in seiner ganzen Ausdehnung durch den Schnitt getroffen worden.

neden, heller Hof Boveri), wohl aber an ganzen mit Anilinfarben behandelten Eiern (Taf. XVII, Fig. 1 obere Zelle), dagegen tritt eine Anordnung der Alveolen zu concentrischen Kreisen und zu radiären Zügen hervor (Textfig. 4). Die radiären Züge durchsetzen einerseits das gesammte Centroplasma (Sphäre), bis zu dem Centralkörper selbst, anderseits erstrecken sie sich noch verschieden weit in das, seiner Anordnung nach, undifferenzirte Protoplasma, zwischen die Vacuolen hinein. Auch die sogenannten Spindelfasern entsprechen meiner Ansicht nach Alveolenzügen, da zwischen den Strahlen deutliche (schon von van Beneden beschriebene) Querverbindungen (Alveolenkanten) bestehen und die Spindelfasern peripherwärts allmählich in die sogenannten Strahlen der Polsonne übergehen. Die Polstrahlen selbst lösen sich an ihren Enden ohne scharfe Grenzen in die Alveolen des undifferenzirten Protoplasmas auf. Auf einem Querschnitt durch den Aequator der fertigen Spindel (Fig. 12 u. 13) ist nichts von Querschnitten durch sogenannte Spindelfasern zu sehen, hingegen tritt der feinwabige Bau der achromatischen Spindel sehr deutlich hervor. Zuweilen ist der Querschnitt der Spindel durch einen Mantel deutoplasmatischer Vacuolen schärfer markirt.



Textfig. 4.
Feine Structur des Centrosomas und Asters.

Erste Theilung.

Bis zum Stadium der fertigen Spindel nimmt die Strahlung stetig zu, ohne dass eine Verkleinerung der Centroplasmen und der Centralkörper zu bemerken wäre, es können dann die Strahlen beider Polsonnen sich über den Aequator des Eies hinaus erstrecken und einander gegenseitig kreuzen. Dabei ist das Ei immer noch sphärisch, es hat keine Längsstreckung der Eiaxe stattgefunden. Die Theilung der Aequatorialplatte, oder das Auseinanderweichen nach den Polen der bereits längsgespaltenen Chromosomen, ist von der Streckung der Eiaxe und der Spindel

unabhängig, da dieser Prozess sich zuweilen schon abgespielt hat, ehe das Ei seine kuglige Gestalt aufgegeben hat (Taf. XVI, Fig. 10); anderseits kann das Ei schon ellipsoïdisch sein, ehe die Tochterplatten nach den Polen rücken (Taf. XVI, Fig. 8). Stets ist die Längsstreckung des Eies von einer Rückbildung der Polstrahlung und einer Verkleinerung, beziehungsweise Formveränderung der Centrosomen begleitet (Taf. XVI, Fig. 8 u. 9). Die Gestaltveränderung der Centrosomen besteht darin, dass sie sich senkrecht zu der Eiaxe abflachen, wobei sie linsenförmig oder scheibenförmig werden können. Zuweilen ist dieser Formwechsel schon an den Centrosomen der fertigen Spindel, vor der Theilung der Aequatorialplatte zu constatiren und führt manchmal zu einer Theilung des Centralkörpers selbst, gewöhnlich betrifft dies nur den Centralkörper des einen Spindelpols. Häufiger macht sich die Abflachung des einen oder beider Centralkörper bemerkbar, wenn das Ei schon ellipsoïdisch geworden ist und die Aequatorialplatte sich getheilt hat. Oefters wird auch die Gestalt des Centroplasmas affizirt, welches dann nicht kugelförmig bleibt, sondern sich ebenfalls senkrecht zur Eiaxe abflacht. Meistens bleibt die Theilung des abgeflachten Centralkörpers aus, er verkleinert sich allmählich und wird wieder rundlich. In der grossen Mehrzahl der Fälle ist neben jedem ruhenden Tochterkern ein einziges, viel kleineres, rundes Centrosoma zu finden (Taf. XVII, Fig. 4), welches von einem sphärischen Centroplasma ohne Spur einer Strahlung umgeben ist. Zwischen den auseinanderweichenden Tochterkernplatten treten die sogenannten Verbindungsfasern auf (Taf. XVI, Fig. 10 u. 14, Taf. XVII, Fig. 1). Diese zeigen sehr deutlich eine Zusammensetzung aus hintereinandergereihten Alveolen, d. h. einen wabigen Bau. Die Gestalt des Verbindungsfasernsystems als ganzes ist zuerst eine tonnenförmige (Taf. XVI, Fig. 14), wird aber, wenn die Zelltheilung eintritt, und die erste Furche den Aequator des Eies gürtelförmig einschnürt, eine cylindrische (Taf. XVI, Fig. 15, Taf. XVII, Fig. 1). Es macht mir den Eindruck, als ob die Alveolen der sogenannten Verbindungsfasern etwas grösser wären als diejenigen der Spindelfasern zwischen den Tochterplatten und den Centralkörpern, ausserdem scheinen sie sich etwas anders in ihren färberischen Eigenschaften zu verhalten, weshalb ich zu der Annahme neige, dass sie vorzugsweise aus dem achromatischen Gerüstwerke des Kernes her-

vorgehen. Da aber die fertige Spindel nachweislich zum Theil aus protoplasmatischem Material, zum Theil aus Kerngerüstsubstanz gebildet wird, halte ich die sogenannten Verbindungsfasern nicht für eine Neubildung, sondern glaube, dass sie in ihrer Gesammtheit der äquatorialen Gegend der Spindel, auf dem Stadium der ungetheilten Aequatorialplatte entspricht, welche zwischen den auseinanderweichenden Tochterplatten wieder deutlicher hervortritt. Auf ihrer Wanderung nach den Polen stossen die Tochterplatten schliesslich auf das Centroplasma der Tochterzelle (Taf. XVII, Fig. 2 u. 3) und bilden sich dann zu den Tochterkernen um, welche niemals rund werden, sondern immer länglich und meistens wurstförmig bleiben. Die Tochterzellen, d. h. die beiden ersten Furchungszellen runden sich zunächst bei der Theilung ab (Taf. XVI, Fig. 15, Taf. XVII, Fig. 1), doch stossen sie stets mit einer relativ breiten Fläche aneinander, sodass das System der Verbindungsfasern niemals, wie bei anderen Objekten, durch die Theilungsfurche zu zwei mit den Spitzen aufeinander stossenden Kegeln eingeschnürt wird, daher tritt nur ein sehr kleiner Zwischenkörper (Zellplatte) auf. In dem Maasse, wie die Tochterkerne den Bau ruhender Kerne annehmen, flachen sich die beiden ersten Furchungszellen gegeneinander ab (Taf. XVII, Fig. 2, 3 u. 4) und die sogenannten Verbindungsfasern verschwinden, indem die Alveolen ihre regelmässige Anordnung zu Längszügen aufgeben. Die Abplattung der Furchungszellen wird von einigen interessanten Erscheinungen begleitet: Zunächst nähern sich die Kerne einander (Taf. XVII, Fig. 4) und man sieht zwischen den beiden Zellen die Zellplatte Carnoy's auftreten, welche weiter nichts ist als die Alveolarschichten der beiden Zellen, welche in der Berührungsfläche aufeinandergepresst sind und in seitlicher Ansicht als eine doppelte quergestreifte Platte imponiren. Sehr bald aber weichen die Alveolarschichten in der mittleren Gegend auseinander, es entsteht zwischen ihnen und zwischen den Blastomeren ein Hohlraum, welcher eine linsenförmige Gestalt annimmt und dem „corps lenticulaire" van Beneden's entspricht. In diesem Hohlraum liegt dann der Zwischenkörper (Taf. XVII, Fig. 4), wie schon von Herla angegeben worden ist.

Im Laufe der Zelltheilung verschwindet allmählich die strahlige Anordnung der Alveolen; während auf dem Stadium der fer-

tigen Spindel und bei dem noch sphärischen Ei die sogenannten Strahlen (Taf. XVII, Fig. 9) gerade verliefen, erscheinen sie, sobald die Furche aufgetreten ist, leicht bogenförmig gekrümmt (Taf. XVII, Fig. 1 u. 3), wobei die Convexität des Bogens der Eiperipherie zugewendet wird. Wenn die gegenseitige Abplattung der Blastomeren vollzogen ist, sind die Strahlen gänzlich verschwunden, die Tochterzellen und ihre Kerne befinden sich in vollständiger Ruhe.

Zweite Theilung.

Das Stadium der Ruhe währt bei den zwei ersten Furchungszellen nicht lange, bald schicken sich dieselben zu der zweiten Theilung an, wobei die grössere der kleineren etwas voraneilt. Jede Blastomere rundet sich wieder ab, doch bleibt der linsenförmige Hohlraum noch sehr lange erhalten (Taf. XVII, Fig. 7). Die Theilung wird durch diejenige des Centralkörpers eingeleitet, welche gerade so wie die des Spermatocentrums verläuft. Wenn auch das Centroplasma während der Ruhe in seinem Umfange sehr reduzirt wird, erhält sich dasselbe doch bis zur Theilung des Centralkörpers, um welchen es noch eine concentrische Anordnung zeigt, während die radiäre schon längst verschwunden ist. Wiederum streckt sich das Centrosom, wird hantelförmig, die Tochtercentrosomen rücken auseinander, bleiben vorerst durch einen Faden verbunden, dann reisst der Faden in der Mitte ein und jede Hälfte wird in das zugehörige Tochtercentrosom eingezogen. Das stark reduzirte Centroplasma theilt sich mit dem Centrosom und man findet um jedes Tochtercentrosom, nach der Rückbildung des Fadens, ein rundliches Centroplasma mit concentrischer Anordnung, ohne Spur von sogenannten Strahlen; darauf tritt in jedem Centroplasma die Strahlung auf, welche schliesslich zur Bildung einer extranucleären Central spindel führt (Taf. XVII, Fig. 5 u. 6, obere Zelle). Die Chromosomenstrahlung (Zug- und Mantelfasern der Autoren) entsteht erst später und wie bei der ersten Furchungsspindel zum Theil aus protoplasmatischen, zum Theil aus dem achromatischen Material des Kernes, da innerhalb des noch mit einer deutlichen Aussenschicht oder Membran versehenen Kernes sogenannte Fasern beobachtet werden können. Wiederum liegen der oder die Centralkörper und die junge extranucleare Centralspindel peripher-

wärts von dem wurstförmigen Kern (Taf. XVII, Fig. 6) und wandern bei dem Auseinanderweichen der Spindelpole in Bogenlinien nach der Zellaxe hin (Taf. XVII, Fig. 6, 7 u. 8). Wie bei der ersten Furchungsspindel zeigen die peripheren Fasern der Centralspindel und die sogenannten Fasern, welche zu den Chromosomen ziehen, einen ausgesprochen bogenförmigen Verlauf (Taf. XVII, Fig. 6 u. 8), bis die Aequatorialplatte fertig ist und die Spindelaxe senkrecht auf ihr steht, worauf dann die Chromosomenstrahlen im Aequator geknickt sind (Taf. XVII, Fig. 9 u. 10), doch tritt diese Erscheinung bei der zweiten Theilung weniger deutlich hervor als bei der ersten. Während die Axen der jungen Centralspindeln der beiden ersten Blastomeren zuerst parallel liegen, drehen sich die beiden Zellen allmählich so gegeneinander, dass die Axen der fertigen Spindeln aufeinander senkrecht stehen (Taf. XVII, Fig. 9 u. 10). Die ungetheilten Aequatorialplatten beider Spindeln zeigen öfters ganz deutlich eine Zusammensetzung aus zwei Gruppen je zweier Chromosomen, diejenige der grösseren ausserdem den Zerfall der mittleren Theile der Schleifen in rundliche Körner (Taf. XVII, Fig. 10). Die Abplattung der Centrosomen tritt schon auf dem Stadium der ungetheilten Aequatorialplatte und viel deutlicher als bei der ersten Furchungsspindel hervor (Taf. XVII, Fig. 9 u. 10), doch runden sich die Centralkörper sehr bald wieder ab (Taf. XVII, Fig. 9, obere Zelle), wenn die Längsstreckung der Zelle erfolgt; es macht mir den Eindruck, als ob die Abplattung des Centralkörpers in dem Maasse zunimmt, wie der Centralkörper selbst, oder der Spindelpol sich der Eioberfläche nähert; vergrössert sich nachträglich dieser Abstand durch die Formveränderung der Zelle, so kehrt der Centralkörper zu einer annähernd kugligen Gestalt zurück.

Vergleichender Theil.

Protoplasma.

Nussbaum (96) schildert die Zellsubstanz des Ascariseies als „netz- oder filigranartig angeordnetes Protoplasma mit seinen feinen eingelagerten Körnchen, daneben noch helle glänzende Kugeln und an der Peripherie des Dotters glänzende farblose Krystalle.“ Er beschreibt in Uebereinstimmung mit A. Schneider (116), wie die glänzenden Kugeln und die Krystalle

durch Einwirkung verschiedener Reagentien aufgelöst werden, und macht keinen Unterschied zwischen der Substanz der Spindel und Asteren und dem Protoplasma, worunter er die Zellsubstanz mit Anschluss des Deutoplasmas (glänzende Kugeln und Krystalle) versteht.

Die Identität der Spindel und Asterensubstanz mit der Substanz der ruhenden Zelle wird von van Beneden (und Neyt) (7) betont: „il est facile de voir ques fibrilles achromatiques sont moniliformes, qu'elles sont formées de microsomes réunis entre eux par des interfils. On peut voir aussi çà et là que les microsomes de fibrilles voisines sont réunis entre eux transversalement de telle sorte que les fibrilles ne sont très probablement que des parties plus apparentes à cause d'une plus grande épaisseur du treillis protoplasmique."

Noch schärfer vertritt Carnoy (35) dieselbe Ansicht: „Le protoplasme est formé d'un réticulum et d' un enchylème. On doit se garder de confondre ses trabécules avec les cordons protoplasmatiques déliés. Les trabécules du protoplasme sont toujours simples, les cordons au contraire sont formés d'un nombre plus ou moins considérable de couches de mailles repoussées ou ratatinées. Il forme un tout continu qui se transforme totalement ou partiellement en asters ordinaires et en asters de divers ordres pendant la cinèse, pour repasser ensuite à l'état de réticulum au repos. En outre on peut y rencontrer des enclaves: les vacuoles et les plaques vitellines."

In dem ersten Theile seiner Zellstudien nahm Boveri (16) denselben Standpunkt wie seine Vorgänger ein, und unterschied in der Zellsubstanz ein Proto- und ein Deutoplasma. Der netzige Bau der Richtungsspindel wird sehr zutreffend von ihm geschildert: „unterzieht man die zwischen beiden Polplatten sich erstreckende Faserung einer sehr sorgfältigen Prüfung, so macht es den Eindruck, als wären dieselben nur bis zu fast völligem Parallelismus gestreckte Abschnitte eines Gerüstes. Wenn man ein Gumminetz mit engen Maschenräumen mit zwei entgegengesetzten Seiten an Stäbchen befestigen und diese dann voneinander entfernen würde, so müsste in der Ebene ein Bild entstehen, wie ich körperlich die Structur auffasse. Dass das Ganze ein zusammenhängendes Gerüstwerk ist, dafür sprechen besonders die Ansichten vom Pol, welche die optischen Schnitte der Spindel-

fasern zugleich als Componenten eines transversalen, freilich viel undeutlicheren Streifensystems erkennen lassen.“ In der vorläufigen Mittheilung über die Befruchtung des Ascariseies erklärt sich Boveri die Bildung der Archoplasmakugeln, so, dass die Centrosomen das Protoplasma des Eies zu Kugeln um sich zusammenziehen. In dem zweiten Theile der Zellstudien dagegen (17), welcher die Befruchtung und ersten Theilungen des Ascariseies behandelt, entwickelt Boveri eine ganz andere Ansicht von dem Bau der Zellsubstanz, welche wesentlich von allem dem abweicht, was von anderen Forschern bis dahin angegeben worden war. „Die Constitution der Zellsubstanz des Ascariseies ist eine sehr komplicirte. Die Zellsubstanz wird aus einer homogenen Grundsubstanz gebildet, in der sich ein feinfädiges, bald eng-, bald weitmaschiges Gerüst ausbreitet. Zwischen diesem Fadenwerk sind in die Grundmasse grössere und kleinere Dotterkörper, sehr kleine regellos zerstreute Körnchen und eine spezifische, je nach dem Entwicklungszustand des Eies körnige oder fädige Substanz eingelagert. Die übrigen Bestandtheile der Zelle nehmen, wie es scheint, an dem Theilungsvorgang keinen activen Antheil, sondern werden bei der Durchschnürung der Zellsubstanz ihrer Lage entsprechend einfach auf die Tochterzellen vertheilt. Ich schliesse dies daraus, dass ich den verschiedenartigen Habitus, welchen die mit Reagentien behandelte Zellsubstanz darbieten kann, in allen Entwicklungsstadien des Eies und der beiden ersten Furchungskugeln in gleicher Weise nachweisen konnte.“ Früher nannte Boveri jene spezifische active Substanz im Anschluss an Kupffer und im Gegensatz zu dem Paraplasma oder Deutoplasma Protoplasma im engeren Sinne, jetzt will er den Ausdruck Protoplasma nicht mehr beibehalten, weil nach Flemming derselbe ein zu verschwommener ist, sodann weil die spezifische Substanz oder Archoplasma, wie er sie nennt, nicht identisch mit Kupffer's Protoplasma sein soll, „denn es besteht im Ascaridenei neben und unabhängig vom Archoplasma ein Reticulum, das höchst wahrscheinlich dem in anderen Zellen erkannten Fadenwerk gleichzusetzen ist und das sich vom Archoplasma nicht nur durch seine Thätigkeit in der Zelle, sondern auch durch sein Verhalten gegen Reagentien ganz scharf unterscheidet.“ Das Boveri'sche Archoplasma ist also nicht identisch mit dem Protoplasma Kupffer's, dem Mitom Flemming's, dem Spongio-

plasma Leydig's. „Es ist möglich, sagt er weiter, dass diese Benennungen den Zellbestandtheil, von dem hier die Rede sein soll, mit umfassen, allein, wenn dies auch der Fall sein sollte, so bezeichnen sie doch jedenfalls mehr und daneben Theile von ganz verschiedenem Werth." Boveri gibt an, dass es ihm gelungen ist, im Ascarisei durch Einwirkung von Pikrinessigsäure alle anderen Zellsubstanzen zu zerstören, respective verquellen zu lassen, sodass schliesslich nichts anderes übrig oder sichtbar bleibt als das Archoplasma, welches durch die Pikrinessigsäure in seinen feinsten Feinheiten conservirt bleibt."

Was ist nun dieses Archoplasma?[1]) Boveri selbst gibt uns darüber in folgenden Worten Auskunft. „Uebrigens ist ja eine Phase in den gesetzmässig kreisenden Zuständen des Archoplasmas nichts anderes als die achromatische Kernspindel mit den beiden Polsonnen, deren Realität im lebenden Zustand Niemand bezweifelt." Also ist auf dem Stadium der ausgebildeten Spindel das Archoplasma Boveri's leicht erkennbar und wäre es auch nach Einwirkung irgend eines derjenigen Mittel, welche man zur Conservirung von Geweben und Zellen gebraucht; es ist durchaus nicht nöthig, gerade Pikrinessigsäure zu gebrauchen. Uebrigens gibt es Boveri schon in der bereits citirten Arbeit zu: „geht man also darauf aus, an anderen Zellen die gleiche Isolation des Archoplasmas zu erzeugen, so wird wohl eine sehr concentrirte Essigsäure die meisten Aussichten auf Erfolg bieten." Viel schwieriger ist es, das Archoplasma auf anderen Entwicklungsstadien der Eizelle nachzuweisen. „Vor der Ausbildung der zweiten Perivitellinschicht war an keinem meiner Eier jene oben beschriebene Verquellung der Zellsubstanz, welcher das Archoplasma allein Widerstand leistet, eingetreten und somit an diesen Präparaten kein direkter Anhaltspunkt gegeben, um diese Substanz von den anderen Zellbestandtheilen unterscheiden zu können. Erst nach der Ausscheidung der zweiten Perivitellinhülle, also zwischen der Abtrennung des ersten und zweiten Richtungskörpers kann die Reaction eintreten. Auf diesem Stadium nun finden wir das Archoplasma als einen dichten kugeligen Hof um das im Cen-

1) Richtiger Archiplasma, wie wiederholt hervorgehoben worden ist. Will man das Wort von Archōn ableiten, so müsste es Archontoplasma, aber das Plasma einer Archonten, auf Deutsch etwa das Plasma eines Bürgermeisters heissen.

trum des Eies gelegene Spermatozoon. Es stellt sich an den beweisenden Präparaten als eine beträchtliche Ansammlung einer gleichmässig körnigen Substanz dar, die nach aussen ziemlich scharf abgegrenzt ist, während die übrige Zellsubstanz vollkommen homogen erscheint." Boveri bemerkt weiter, dass van Beneden und Carnoy ähnliches nach Präparaten, welche mit anderen Fixirungsmitteln dargestellt worden waren, abgebildet haben und fährt also weiter: „und nachdem wir einmal wissen, dass er (der kugelige Hof) einer spezifischen Substanz der Zelle seine Existenz verdankt, lässt sich deren Vorhandensein auch in jenen früheren Stadien der Eireifung, wo die Pikrinessigsäure eine Isolirung noch nicht bewirkt, mit Sicherheit constatiren. Schon während der Bildung des ersten Richtungskörpers finden wir das Archoplasma, wenn auch weniger verdichtet und nach aussen sich allmählich verlierend, um das Spermatozoon angehäuft, noch früher dagegen lässt sich seine Existenz nicht nachweisen, wodurch dieselbe jedoch durchaus nicht in Abrede gestellt werden darf. Die optischen Eigenschaften dieser Substanz sind eben so wenig charakteristisch, dass dieselbe unter den anderen Structuren der Zelle nur in dichter Häufung hervortreten kann" [1]).

An der Hand der eben mitgetheilten Citate lässt sich, glaube ich, erklären, wie Boveri zu der Annahme seines Archoplasmas geführt worden ist. Zunächst ist ihm die wirkliche feinere Protoplasmastructur entgangen, obgleich er die Structur der Richtungsspindeln erkannt hatte. Er hat die groben Netze oder das Balkenwerk zwischen den grossen Vacuolen der Eier, welche noch keine Perivitellinhüllen gebildet haben, nicht in ein feineres Netzwerk oder in Alveolen aufzulösen vermocht. Das Protoplasma des Ascariseies bis zur Bildung des zweiten Richtungskörpers ist ein äusserst grobschaumige, d. h. enthält sehr zahlreiche und grosse Vacuolen und erinnert also in seinem Bau an denjenigen vieler pflanzlichen Zellen und mancher Protozoen, wie Actinosphaerium etc. Daher bleiben zwischen den Flüssigkeitsvacuolen spärliche Züge von wabigem Protoplasma übrig, welche den „cordons protoplasmiques déliés" Carnoy's ent-

1) Ich habe mir erlaubt, einige Stellen des Citats durch gesperrten Druck hervorzuheben

sprechen und nur bei schwacher Vergrösserung oder oberflächlicher Betrachtung als feinste Protoplasmastructur imponiren können. Sehr bald, bei der Bildung der perivitellinen Hüllen, verliert das Ei immer mehr an Volumen und an flüssigem Inhalt, bis der Durchmesser etwa halb so gross wird, als er früher war. Dementsprechend haben die Zahl und die Grösse der Vacuolen in der Zellsubstanz abgenommen und ist das grobe Netzwerk wesentlich auf die Peripherie beschränkt, wo immer noch grössere Vacuolen nebeneinander liegen. Der centrale Theil des Eies sieht bei schwächerer Vergrösserung homogen oder gleichmässig gekörnelt aus, bis man diese körnige Structur mit starker Vergrösserung in eine gleichmässig wabige auflöst. Es lässt sich einerseits leicht nachweisen, dass, wie dies schon Carnoy angegeben hat, das Balkenwerk zwischen den Vacuolen aus mehreren Lagen von Maschen oder Alveolen besteht, ferner wie dieses feinere Netz- oder Wabenwerk continuirlich in dasjenige übergeht, welches die vacuolenfreien Theile des Eies einnimmt, anderseits, dass nach der Bildung der Perivitellinhüllen die netzigwabige Spindel und Polsonnensubstanz continuirlich in das Wabenwerk der Zellsubstanz übergeht und auch stellenweise zwischen benachbarten Vacuolen ein Balkenwerk bildet, wie ein solches weit ausgeprägter vor der Bildung der Perivitellinhüllen vorhanden war. Es hat also Boveri die wirkliche feine Protoplasmastructur vor der Bildung der Perivitellinhüllen nicht erkannt und nur die grobe Netzstruktur dieser Stadien gesehen, später entspricht sein feinkörniges Archoplasma dem eigentlichen feinen schaumigwabigen Protoplasma, aus welchem durch Anordnung der Alveolen Polsonnen und Spindel hervorgehen werden.

Schneider und Nussbaum zeigten, dass die Spermatozoen von Ascaris nicht unwesentlich in ihrem Bau von dem Verhalten der meisten Samenfäden abweichen. Der Schwanztheil ist hier sehr kurz und breit und wirkt keineswegs als Geissel, dagegen umgibt den Kern eine beträchtliche protoplasmatische Hülle, deren Structur im beschreibenden Theile ausführlich erörtert wurde. Bei den Spermatozoen anderer Organismen hat der Kern weitaus den grössten Antheil an der Bildung des Kopfes, sodass er nur von einer sehr dünnen Protoplasmaschicht umgeben ist, deren Existenz sogar in vielen Fällen direkt in Abrede

gestellt wird[1]). Wir haben gesehen, dass der Schwanztheil, wenn er in das Ei eindringt, sehr bald auf dem Wege nach dem Eimittelpunkt sich zurückbildet, indem die Avelolarschicht resorbirt wird und der Glanzkörper sich zu einer Kugel umformt, welche von der Eisubstanz entweder aufgelöst oder ausgestossen wird. Das Protoplasma des Kopftheiles verhält sich etwas anders, indem es gewöhnlich vollständig erhalten bleibt, bis der Samenkörper den Eimittelpunkt erreicht hat, sodann unregelmässige Fortsätze nach allen Richtungen treibt und schliesslich in eine grosse Anzahl von Körnern zerfällt, welche in Grösse und Aussehen den stark verdickten Knotenpunkten der Alveolen entsprechen, die in dem protoplasmatischen Theile des Spermatozoenkopfes mit Leichtigkeit nachgewiesen werden können. Diese Körner, welche sich durch Grösse und Aussehen ganz wesentlich von den Knotenpunkten der Alveolen des Eiprotoplasmas unterscheiden, bilden längere Zeit um den Spermatozoonkern eine Lage, welche ich als die Detrituszone bezeichnet habe und die sich gewöhnlich als eine kugelige oder ellipsoïdische Anhäufung zeigt. Diese Anhäufung hat Boveri als das erste Auftreten der ungetheilten Archoplasmakugel aufgefasst. Er glaubt, dass das Spermatozoon resp. das Centrosom auf das Archoplasma des Ascariseies eine Anziehung ausübt, und dass diese Verhältnisse an die Strahlung erinnern, welche der Spermakopf in anderen Eiern um sich erzeugt, und ferner auch zeigen zu können, dass zwischen beiden Erscheinungen eine fundamentale Uebereinstimmung besteht. Er stützt sich hauptsächlich darauf, dass in gewissen Fällen das Spermatozoon im Ei stark excentrisch liegt, gleichwohl aber den Mittelpunkt der Archoplasmakugel einnimmt. Diese Erscheinung erklärt sich aber ganz ungezwungen so, dass das Protoplasma des Kopftheiles schon auf dem Wege nach dem Eicentrum hin zerfallen kann. In dem ersten Theile seiner Zellstudien, wo von Archoplasma nicht die Rede ist, hatte Boveri, wie er im zweiten Theile erklärt, die Identität der körnigen Substanz des Hofes und des Spermatozoon mit dem Archoplasma und die Continuität zwischen beiden nicht erkannt, es scheint ihm aber schwer ge-

1) Mit Auerbach (1) bin ich der Ansicht, dass der Kern des Spermatozoons stets von einem, wenn auch in den meisten Fällen verschwindend dünnen Protoplasmamantel umgeben sein dürfte, welcher oft auf eine Alveolarschicht reducirt ist.

worden zu sein, diese Continuität zu beweisen. „Während das Archoplasma bis zu dem genannten Zeitpunkte ein gleichmässig dichtes Gefüge besitzt und einen relativ compacten Körper darstellt, der in den bisher besprochenen Eiern auch in der Folge unverändert fortbesteht, breitet es sich in der grossen Mehrzahl meiner Präparate zur Zeit der Entstehung von Ei und Spermakern in dem ganzen Eikörper aus. Diese Expansion des Archoplasmas ist eine derartige, dass man dasselbe an jenen Präparaten, in denen auch die anderen Zellstructuren sich erhalten haben, gar nicht mehr nachweisen kann[1]). Es macht mir den Eindruck, als bewege sich die körnige Substanz bei dieser Wanderung gegen die Peripherie an dem Gerüstwerk der Zelle entlang, wenigstens erscheint dieses Gerüst, welches vorher aus feinen homogenen Fädchen bestand, jetzt viel dickbalkiger und granulirt und in jenen Eiern, in denen das Reticulum zerstört ist, zeigen die körnigen Züge, welche das Archoplasma repräsentiren, einen entsprechend netzartigen Verlauf. Von langer Dauer ist dieser Zustand (der Ausbreitung) nicht; schon wenn die beiden (Vor) Kerne nur wenig an Grösse zugenommen haben, sehen wir die körnige Substanz wieder in Contraction gegen die Eimitte hin begriffen.“ In Wirklichkeit wird das Protoplasma des Kopftheiles allmählich von dem Eiprotoplasma aufgelöst, resorbirt und verschwindet vollständig; niemals habe ich ein Präparat gesehen, wo die Detrituszone bis zur vollen Ausbildung der Geschlechtskerne unverändert fortbesteht, wie dies nach Boveri in gewissen Fällen stattfinden soll. Herla (66) spricht sich ganz entschieden gegen Boveri aus: „Or à ce moment[2]) il y a longtemps qu'il ne persiste plus aucun reste de la masse granuleuse qui entourait le spermatozoïde, lorsque celui-ci siègait au centre de l'oeuf. Dans les préparations qui me montrent dans tous les oeufs cette masse bien distincte, puis à un stade ultérieur des sphéres nettement colorées, j'ai pu constater que toujours entre ces deux apparitions il existe un moment de l'évolution de l'oeuf, pendant lequel le vitellus est beaucoup plus clair, plus homogène. A ce moment il n'y a plus de trace de la masse granuleuse centrale et il ne se montre encore aucun vestige des sphères attractives. . . .

1) Von mir hervorgehoben.
2) Auftreten der Sphären.

D'aprés nos observations nous ne constatons jamais la persistance de la masse protoplasmique entourant le spermatozoïde jusqu'à l'apparation des sphères. Ce fait tient il à différence des méthodes de préparation? C'est possible mais nous ne pouvons admettre avec Boveri que cette masse granuleuse centrale, qui apparait très-nettement dans nos préparations, change complètement d'aspect pour devenir indistincte et subsiste cependant dans l'oeuf. Nous n'avons jamais constaté, en effet, après sa disparition, que le vitellus eût changé d'aspect, ce qui expliquerait la dissémination de la masse dans tout le corps cellulaire. Nous croyons que les sphères qui apparaissent dans la suite se constituent d'une substance qui n'a aucun rapport direct avec la masse qui entoure le spermatozoïde."

Meine Erfahrungen bestätigen vollkommen Herla's Ansicht. Das Centrosom, welches sich zunächst im Mittelstück des unversehrten Spermatozoons befindet, liegt nach Zerfall des Samenkörperchens einige Zeit in dem halbmondförmigen Mittelstücke, welches in der Nähe des Kerns von der Detrituszone umgeben bleibt. Bald wird die Detrituszone resorbirt, es entwickelt sich der männliche Pronucleus aus dem Spermakern, das Centrosom entfernt sich von dem Reste des Mittelstücks, liegt frei im Protoplasma, ohne von irgend welcher besonders differencirten protoplasmatischen Hülle umgeben zu sein und kann deshalb als ein nacktes Centrosom bezeichnet werden. Während die Vorkerne sich aneinanderlagern, seltener schon vorher, theilt sich das Centrosom, dessen Hälften längere Zeit durch einen Faden verbunden bleiben, jedoch bilden sich die sogenannten Sphären oder Archoplasmakugeln erst dann, wenn der Verbindungsfaden verschwunden ist und die Centrosomen anwachsen und auseinanderrücken. Auf diese Weise erklären sich die Angaben von van Beneden (7) und Herla, welche behaupten, dass von vornherein zwei Sphären auftreten. Niemals konnte ich wie Boveri eine einzige Archoplasmakugel finden. Wenn eine solche scheinbar das noch einheitliche Centrosom umgibt, so lässt sich leicht feststellen, dass die groben Körner, welche die mehr oder minder kugelige Anhäufung bilden, nicht den Knotenpunkten der Cytoplasmaalveolen, sondern den viel gröbern Körnern der Knotenpunkte des Protoplasmas des Spermatozoons entsprechen, dessen Alveolenkanten resorbirt worden sind. Es kann also von einer Continuität

der Archoplasmakugel im Sinne Boveri's nicht die Rede sein, ebensowenig von einem Stadium der Ausbreitung des Archoplasmas, das zwischen zwei Stadien der Zusammenziehung zu einer Kugel eingeschaltet wäre.

In seiner letzten mit Siedlecki gemeinschaftlich herausgegebenen Arbeit (82b) tritt Kostanecki wieder für die Identität des Gebildes, welches ich als Detrituszone beschrieben habe, mit demjenigen Protoplasma ein, welches das ungetheilte, zwischen den sogenannten Vorkernen gelagerte, Centrosoma umgibt, und glaubt, dass ich mich in dieser Auffassung Boveri gegen van Beneden und Herla angeschlossen hätte. Wenn auch meine vorläufige Mittheilung (41) dieses Missverständniss von Seiten Kostanecki's veranlasst haben dürfte, so geht aus meiner zusammenfassenden Uebersicht (45) (vergl. p. 10 Zeile 7—13 von oben) mit Bestimmtheit hervor, dass ich in Bezug auf diesen, gewiss nicht unwichtigen Punkt, ganz auf der Seite van Beneden's stehe, wie ich seither schon genauer auseinandergesetzt habe (46).

In dem Aufsatze über den Antheil des Spermatozoon an der Theilung des Eies dehnt Boveri (14) auf Grund der damals über Befruchtung vorhandenen Litteratur den Archoplasmabegriff auf andere Objekte, z. B. auf das Echinodermenei aus, dagegen hat er dies in dem letzten Theil seiner Zellstudien, wo er die Befruchtung verschiedener wirbelloser Thiere behandelt, unterlassen, sei es, dass er mittlerweile zu anderen Anschauungen gelangt war, sei es, dass er dem Titel jener Arbeit gemäss seine Aufmerksamkeit vorwiegend dem Chromatin zugewendet und die Erscheinungen, welche sich an der achromatischen Substanz des Eies abspielen, nur nebenbei behandelt hat. Auch in dem Referate über Befruchtung macht er von seiner Archoplasmatheorie keinen weiteren Gebrauch.

Mittlerweile hat der Ausdruck Archoplasma (nach dem Princip, dass, wo die Begriffe fehlen, zur rechten Zeit ein Wort sich einzustellen pflegt), grossen Anklang gefunden. Wo in der Zellsubstanz gewisse Regionen durch Aussehen oder Färbung besonders hervortraten, wurde sofort angenommen, dass an diesen Stellen eine besondere von dem Cytoplasma morphologisch und physiologisch verschiedene Substanz vorhanden sein müsse, welche dann ohne Bedenken mit dem Namen Archoplasma belegt wurde,

ganz gleichgültig, ob sie nachweislich mit derjenigen der Spindel und der Polsonnen identisch war oder nicht. So z. B. sind Anhäufungen von Körnern um das ruhende Centrosom der Spermatocyten der verschiedensten Thiere als Archoplasma bezeichnet worden, obgleich diese Granula schon im lebenden Zustand ein durchaus anderes Aussehen haben, als das Cytoplasma, oder die Substanz der Spindel und der Polsonnen, obwohl die Spindel und die Polsonnen keineswegs aus der Umbildung dieser Granula hervorgehen, die während der ganzen Kern- und Zelltheilung deutlich erhalten bleiben; ja noch mehr: es wird die Existenz eines Archoplasmas auch für solche Fälle postulirt, wo gar nichts von einer besonderen radiären Structur nachgewiesen werden kann, wie z. B. in den reifen Samenfäden, wo das Archoplasma im Mittelstück gewissermaassen in einem hochcomprimirten Zustand das Centrosom umgeben, beim Freiwerden des Centrosoms nach Eindringen des Spermatozoons in das Ei wie eine Bombe auseinanderplatzen und sich in dem Cytoplasma des Eies ausbreiten soll. Diese Ansicht, welche so viel ich weiss zuerst von Fick (48) ausgesprochen wurde, ist seither wesentlich von Kostanecki[1]) (82) erweitert worden, welcher das System der centrirten

1) Die zwei letzten Arbeiten Kostanecki's (82 a u. b) sind mir durch die Freundlichkeit des Verfassers erst vor Kurzem zugegangen, nachdem ich mit der Abfassung meiner Abhandlung nahezu fertig war; deshalb habe ich dieselben nicht so ausführlich berücksichtigen können, wie ich gewünscht hätte. Ich brauche kaum zu betonen, dass meine Untersuchungen über das Ascarisei ganz unabhängig von denen Kostanecki's entstanden sind. Während Kostanecki seinen ersten Vortrag über diesen Gegenstand am 4. März in Krakau hielt, setzte ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen am 6. März in einer Versammlung des naturhistorischen Vereins in Heidelberg auseinander, worauf ich die Hauptresultate ganz kurz in einer vorläufigen Mittheilung veröffentlichte (44). Einen ausführlicheren Bericht gab ich auf der Versammlung der Zoologischen Gesellschaft in Bonn, welcher in den Verhandlungen dieser Gesellschaft publicirt ist. Kostanecki's Vortrag in Krakau, sowie sein zweiter, auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft gehaltener, sind, soviel ich weiss, nicht publicirt worden, sodass ich nicht feststellen kann, in wie fern meine Auseinandersetzungen (44 u. 45), welche Kostanecki in seiner Arbeit berücksichtigt hat, auf seine Auffassung eingewirkt haben. Bei dieser Unabhängigkeit in der Entstehung unserer Untersuchungen und wenn man ferner bedenkt, dass wir von diametral entgegengesetzten theo-

Fäden, die (nach M. Heidenhain) sämmtliche Erscheinungen der Mitose bedingen, im Mittelstück des Spermatozoons als vorhanden annimmt; im Eiplasma angelangt soll sich das vorher comprimirte System ausbreiten, wobei die Enden der Fasern auf Kosten des Eiprotoplasmas anwachsen und allmählich die ganze Eizelle unter ihre Botmässigkeit bringen. Wie ich schon im beschreibenden Theile dieser Arbeit auseinandergesetzt habe, sprechen die Thatsachen ganz gegen die Anschauung von Kostanecki, die übrigens eine Consequenz seiner Auffassung der Structur des Protoplasmas und der Spindel ist, auf welche ich später zurückkommen muss.

Anderseits wurde auch verschiedentlich gegen die Archoplasmatheorie protestirt und hervorgehoben, dass die ältere Ansicht, nach welcher die Spindel aus der Umordnung der kleinsten morphologischen Bestandtheile der Zell- oder Kernsubstanz hervorgeht, vollkommen ausreicht, um die Erscheinungen der indirekten Kern- und Zelltheilung zu erklären, oder wenigstens sich mit den Thatsachen besser vereinigen lässt als die Boveri'sche. In diesem Sinne sprach sich Bütschli (31) in seinen Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma aus (p. 168) und versuchte auf Grund von Untersuchungen, welche er über die Structur der sich theilenden Echinodermeneier und anderer Objekte anstellte, nachzuweisen, dass die Asteren der karyokinetischen Spindel durch Umlagerung des schaumig gebauten Protoplasmas entstehen. Später zeigte er, dass man ähnliche Bildungen auf künstliche Weise in einer Gelatinegallerte erzeugen kann (32).

In der letzten Zeit haben namentlich: Eismond (40), M. Heidenhain (59, 60), Reinke (104), Wilson (128) zahlreiche und berechtigte Einwände gegen die Boveri'sche Archoplasmatheorie erhoben, wobei betont werden muss, dass keiner dieser Autoren ganz auf dem Bütschli'schen Standpunkt steht und den wabigen Bau des Protoplasmas anerkennt,

retischen Anschauungen ausgegangen und bezüglich der Auffassung der Structur des Protoplasmas und der Mechanik der Theilung bei einem und demselben Objekt zu vollständig widersprechenden Ansichten gelangt sind, dürften zahlreiche Uebereinstimmungen bezüglich der (sit venia verbo) gröberen Verhältnisse um so erfreulicher sein.

dass Eismond am wenigsten von Bütschli abweicht, während M. Heidenhain der Flemming'schen Filartheorie, Wilson der Netzlehre huldigt, Reinke endlich alle die zur Zeit vorhandenen Haupttheorien über die Structur des Protoplasmas zu vereinigen bestrebt ist. Boveri sah sich nun in dem allgemeinen Theil seines Aufsatzes „über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Echinodermeneies etc." veranlasst, auf die von M. Heidenhain gegen seine Archoplasmatheorie erhobenen Einwände zu antworten und nebenbei seine Ansichten über den jetzigen Stand der Frage von der Structur des Protoplasmas auseinanderzusetzen. Zunächst definirt er das Archoplasma als „eine specifische Substanz der Zelle, welche sich zu gewissen Zeiten als Astrosphäre um die Centrosomen arrangirt."

Boveri (19) glaubt für das Ascarisei den Nachweis geführt zu haben, „dass die radialen Fäden, die man längst von sich theilenden Zellen kannte, auch während der Zellruhe, freilich in anderer Form, fortbestehen, nämlich in Gestalt einer körnigen Substanz, die sich unter Umständen in der ganzen Zelle verbreiten kann". In einer Anmerkung gibt er zu, dass die einzelnen Körner, welche das Archoplasma zusammensetzen, vielleicht durch Fädchen dauernd miteinander in Verbindung stehen, zu sehen wäre davon jedoch nichts. Während M. Heidenhain die Substanz der Spindel und der Polsonnen mit dem Mitom der ruhenden Zelle identificirt und betont, dass nicht die Substanz, sondern die Anordnung eine specifische ist, bestreitet Boveri dies für das Ascarisei ganz entschieden. Er glaubt Schritt für Schritt den Nachweis geführt zu haben, dass die radiären Systeme sich aus den nicht radiär gebauten Körnerkugeln entwickeln und wieder in solche zurückkehren. Meine eigenen Erfahrungen widersprechen Punkt für Punkt den Behauptungen Boveri's, wie ich es schon ausführlich bei Besprechung seiner Ascarisarbeiten auseinandergesetzt habe. Es lässt sich nachweisen, dass das Cytoplasma des Ascariseies auf allen Stadien ein schaumig-wabiges ist, dessen gröbere Structur allein in Folge der Einlagerung einer wechselnden Anzahl von sehr verschieden grossen Vacuolen und sonstigen deutoplasmatischen Einschlüssen variirt, dass die karyokinetische Figur mit den Polsonnen aus einer Umordnung der Alveolen des

Cyto- und Caryoplasmas entsteht, dass die sogenannten Sphären- oder Archoplasmakugeln niemals aus getrennten Körnchen bestehen, mit einem Worte, dass es keine specifische Substanz gibt, aus welcher die achromatische Figur entsteht und die ganze Archoplasma-Theorie dem Thatsachenbestand nicht entspricht. Es liegen liegen gar keine Gründe vor, um, wie Boveri es jetzt thut zu behaupten, dass die Verhältnisse in den meisten Fällen wesentlich andere sind als in dem Ei und in den Furchungszellen von Ascaris, ich kann auch nicht glauben, dass Noctiluca sich unter den Protozoen durch den Besitz eines Archoplasmas auszeichnet, oder dass im Myzostomaei die strahlige Astrosphäre der Theilungsfigur in ein körniges Archoplasma übergeht, welches erst für die nächste Theilung wieder fädige Structur gewinnt. Nach Boveri sind Noctiluca und das Myzostomaei ausser dem Ascarisei die beiden einzigen bis jetzt bekannten Fälle, „wo zunächst im Umkreis des Centrosoms eine dichte körnige Kugel besteht, die sich allmählich in das Strahlensystem umwandelt, sondern die Regel ist, dass sich um das Centrosom direkt strahlige Figuren bilden, zuerst verschwommen und beschränkt, dann immer weiter sich ausbreitend und deutlich fädig". Ich könnte als weitere Beispiele die Spermatocyten verschiedener Thiere anführen, wo die Verhältnisse bei oberflächlicher Betrachtung ganz ähnlich erscheinen, aber auch hier lässt sich der Nachweis führen, dass die Substanz der Kugel keine specifische ist, sondern aus der Umlagerung der Alveolen des Protoplasmas, in welchem während der Zellruhe gröbere Körner eingelagert sind, hervorgeht und dass die achromatische Figur keineswegs aus den Kugeln oder den Körnern entsteht, sondern aus der von den auseinanderweichenden Centrosomen auf das Protoplasma ausgeübten Anziehung resultirt. Die Annahme, dass es sich in den meisten Fällen „um eine specifische dichtere Substanz handelt, die überall in der Zelle vertheilt und für gewöhnlich mit unseren Hilfsmitteln vielleicht gar nicht nachweisbar ist, vor Beginn der Zelltheilung aber um die Centrosomen sich sammelt und dabei zu radialen Fäden ansammelt", scheint mir ebenso überflüssig und den Thatsachen nicht entsprechend, als die Annahme eines präexstirenden centrirten Radiensystems, die von M. Heidenhain gemacht wird und gegen welche Boveri so heftig ankämpft. Boveri gibt jetzt

der Vorstellung den Vorzug, „dass die Radien ganz neue Organisationen sind, die aus dem Substanzengemenge des Protoplasma gleichsam auskrystallisiren“ und möchte die Substanz der Radien mit einem besonderen Namen belegen.

Sollte diese Substanz auch Archoplasma sein, oder eine ganz neue Art von Plasma? Dann wäre vielleicht der Ausdruck Actinoplasma angebracht und für manchen Cytologen durch Einführung eines neuen Namens der Ursprung der Radien in befriedigender Weise festgestellt. „Die geringste Wahrscheinlichkeit“ kann Boveri „nach eigenen Erfahrungen der Meinung derjenigen Autoren zuerkennen, die die Astrosphären lediglich als modificirte Bereiche der allgemeinen dichteren Zellstructur ansehen, der Art, dass bei der Ausbildung der Strahlen einfach schon vorhandene Fadenstücke oder Netzabschnitte oder Wabenwände sich in radialer Richtung strecken und vielleicht auf Kosten anderer verstärken sollen.“ Für das Ascarisei muss Boveri dies sogar direkt bestreiten; denn hier lässt sich das gewöhnliche Fadenwerk der Zellsubstanz neben den strahligen und körnigen Archoplasmakugeln als etwas ganz unabhängiges erkennen und auch unter Umständen vernichten, ohne dass jene anderen Structuren darunter leiden.“ Ich glaube schon genügend nachgewiesen zu haben, auf welche Weise Boveri zu dieser sonderbaren, den Erfahrungen seiner Vorgänger diametral widersprechenden Vorstellung gelangt ist. Aber auch für die andern ihm bekannten Objekte will er die Bilder der Strahlenentstehung und der fertigen Astrosphären mit der Anschauung, dass dieselben aus der Umordnung eines netzigen oder wabigen Protoplasmas hervorgehen, nicht in Einklang bringen, und muss überdies gestehen, dass er nirgends in der Litteratur einen Beweis für die Identität beider Structuren oder gar für eine Herausbildung der einen aus der anderen erkennen kann. „Eine gewisse strahlige oder streifige Anordnung, wie sie Bütschli an seinen Schäumen oder wie bereits Carnoy durch Dehnung von Zellen hervorrufen konnte, mag wohl, sagt Boveri, an dem Gerüst- oder Wabenwerk des Protoplasma gelegentlich und vielleicht auch gerade während der mitotischen Prozesse zu Stande kommen, ordnen sich ja in Eizellen die Dotterhörner zu radialen Reihen an; aber die Asteren mit ihren starken isolirbaren, vielfach frei endigenden Fäden müssen seiner Meinung nach

etwas ganz anderes sein.“ Boveri scheint nicht zu berücksichtigen, dass van Beneden und Carnoy für dasselbe Objekt, das Ascarisei, gerade die Ansicht vertreten haben, welche er so heftig bekämpft, und dass Bütschli sich mit den Asteren des Echinodermeneies beschäftigt und darin einen netzig-wabigen Bau gefunden hat, wobei das Netz- oder Wabenwerk der Spindel und Asteren unmerklich in dasjenige des übrigen Protoplasmas übergeht. Nirgends findet man frei endigende Fäden, wie Boveri angibt und es ist mir auch nicht bekannt, dass ausser Boveri jemand die Fibrillen- oder Alveolenzüge der Asteren isolirt hätte [1]). Wenn auch eine Isolirung derselben an conservirten Objekten denkbar wäre, am lebenden Ei oder in einer lebenden Zelle würde sie niemals gelingen. Zum Schluss kommt Boveri auf die Frage von der Structur des Protoplasmas zu sprechen und bemerkt, „dass die Kenntniss der allgemeinen Protoplasmastructur sich in einem Zustand von Unsicherheit, um nicht zu sagen Versumpfung, befindet, wie er kaum grösser zu denken ist.“ Dieses sehr absprechende Urtheil, welches alle Versuche das Problem zu lösen „en bloc“ verdammt, basirt nicht auf eigenen Untersuchungen, sondern auf dem letzten Referat Flemming's (51), in welchem eine grosse Anzahl von Arbeiten ganz kurz besprochen werden, ohne dass deren Ergebnisse miteinander verglichen und kritisirt würden. Boveri selbst bringt gar keine Gründe für oder gegen die jetzt vorherrschenden Haupttheorien vor und begnügt sich gegen die M. Heidenhain'sche Theorie zu polemisiren, auf welche ich bei der Besprechung des Mechanismus der Zelltheilung zurückzukommen beabsichtige.

1) Fol (53) spricht von isolirbaren Fibrillen der Asteren; gibt jedoch nicht an, dass er sie thatsächlich isolirt hat. Boveri (17) behauptet, in den Hodenzellen von Astacus einzelne Spindelfasern durch Zerzupfung der conservirten Zellen isolirt zu haben und zwar so, dass er ein Chromosom mit der dazu gehörigen Faser des Halbkegels erhielt, woraus er den Schluss zieht, dass es bei dem betreffenden Objekt keine von Pol zu Pol durchgehende Fasern gäbe, sondern jede Faser an dem Chromosom ihr Ende findet. Da ich die Hodenzellen von Astacus nicht selbst untersucht habe, kann ich mir kein Urtheil über diese Angabe erlauben, doch möchte ich einstweilen bemerken, dass man an conservirtem Material Dinge isoliren kann, welche am lebenden Zustande gewiss nicht isolirbar sind.

In seiner letzten (mit Siedlecki herausgegebenen) Arbeit (82b) hat sich Kostanecki bezüglich der Archoplasmafrage ganz meinen Ausführungen angeschlossen, wenn man von unseren durchaus entgegengesetzten Anschauungen über die Structur des Protoplasmas absieht.

Fasse ich nun ganz kurz die Resultate meiner eigenen Untersuchungen zusammen, so ergibt sich zunächst, dass man auf allen Stadien des Ascariseies einen netzig d. h. wabigen Bau der Zellsubstanz constatiren kann, wie van Beneden und Carnoy schon festgestellt hatten, und dass die Umordnung der Maschenräume oder der Alveolen vollständig genügt, um alle die verschiedenen Bilder, welche man bei der Kern- oder Zelltheilung erhält, zu erklären. Dass die Structur des Ascariseies eine wabige und keine netzige ist, lässt sich natürlich nicht direkt nachweisen, wohl aber aus einem Vergleich mit der Structur anderer Zellen sowie der künstlichen Schäume schliessen.

Bekanntlich existiren heutzutage vier Haupttheorien in Bezug auf die Structur des Protoplasmas: die Filar-, die Reticular-, die Granular- und die Alveolartheorie, welche alle das gemeinsam haben, dass nach ihnen dem Protoplasma bei den verschiedensten pflanzlichen und thierischen Objekten dieselbe Grundstructur zukommt, welche natürlich nach den verschiedenen Theorien eine verschiedene ist. Neben den vier schon angeführten Haupttheorien gibt es noch andere, welche mehr oder weniger starke Modificationen dieser Hauptrichtungen oder Uebergänge von der einen zu der anderen vorstellen, ausserdem sind gewisse Forscher bestrebt, alle die verschiedensten und einander zum Theil widersprechenden Ansichten miteinander zu vereinigen und sie behaupten, dass die sichtbare Structur des Protoplasmas eine äusserst verschiedene, wechselnde und complicirte ist und dass diejenigen, welche einer der vier Haupttheorien huldigen, viel zu exclusiv vorgehen und in ganz einseitiger Weise nur einen besondern Theil der vorhandenen Structuren anerkennen wollen. Ehe ich diese verschiedenen Ansichten bespreche, wird es nöthig sein, genauer festzustellen, was man unter dem Ausdruck Protoplasma zu verstehen hat. Ohne auf die historische Entwickelung dieses Ausdruckes eingehen zu wollen, kann man sagen, dass in den meisten Fällen unter Protoplasma die Grundsubstanz der Zelle, d. h. mit Ausschluss des sogenannten Deutoplasmas, Fremd-

körper, Nahrungskörper, Stoffwechselprodukte, Reservestoffe, insofern dieselben erkennbar sind, versteht, während andere auch die Kernsubstanz mit Ausschluss des Chromatins ebenfalls als Protoplasma bezeichnen. Ich habe stets den Ausdruck Protoplasma so gebraucht, dass damit die Zellsubstanz mit Ausschluss des Kernes gemeint war. Es lässt sich übrigens jede Zweideutigkeit leicht vermeiden, wenn man von Cytoplasma und Karyoplasma spricht. Selbstverständlich wird unter Structur des Protoplasmas oder Cytoplasmas die Structur der Zelle, unter Structur des Karyoplasmas die Kernstructur gemeint. Es ist eine Spitzfindigkeit zu sagen, das Protoplasma ebensowenig wabig gebaut ist, als das Wachs einer Bienenwabe, denn nicht das Wachs wäre wabig gebaut sondern die Wabe. Natürlich ist hier nicht von der chemischen Structur, der Structur des Molecüls die Rede, sondern von dem morphologischen Gefüge der Zelle und des Kernes.

Beginnen wir mit der Granulatheorie, so lässt sich gar nicht leugnen, dass ausser den verdickten Alveolenknoten, welche öfters als Körnchen imponiren, wohl in jedem Protoplasma noch zahlreiche andere Körner vorkommen, dasselbe gilt natürlich auch für den Kern, wo gewöhnlich Chromatinkörner in den Maschen resp. Alveolen der achromatischen Gerüstsubstanz eingelagert sind. In vielen Fällen kann man jedoch nachweisen und dies gilt speciell für Drüsenzellen, dass die Altmann'sche Granula Stoffwechselprodukte sind, welche zeitweise auftreten, um zu gewissen Zeiten wieder zu verschwinden; zuweilen aber haben die Granula eine gewisse Selbständigkeit, indem sie sich durch Theilung fortpflanzen und entsprechen dann wahrscheinlich sogenannten Bacteroïdien. Grössere, sich selbständig durch Theilung fortpflanzende Körperchen, wie Chlorophyllkörner, Leucoplasten etc. wird man schwerlich als Granula bezeichnen können, da in denselben ein feinerer Bau constatirt werden kann. Diese Thatsachen genügen aber keineswegs, um mit Altmann die Zelle als eine Art von Zooglea aufzufassen, in welcher die Granula als selbständige Organismen zu Colonien vereint, in einer structurlosen Grundmasse eingelagert wären. Es dürfte sich wohl neben den Granulis in jeder Zelle eine feinere wabige Structur nachweisen lassen, und in diesen Alveolen wären die Granula eingelagert. Wenn auch jetzt noch von manchen den

Granulis der Werth von Bioblasten zugeschrieben wird und nicht bestritten werden darf, dass in vielen Fällen den Körnern eine physiologisch wichtige Rolle zukommt, so ist doch die Zahl derjenigen Forscher, welche das Protoplasma und den Kern aus Körnchen bestehen lassen, keine sehr grosse.

Sehr grossen Anklang dagegen, namentlich bei den Fachhistologen, hat diejenige Anschauung gefunden, welche das Protoplasma aus zahlreichen, in eine homogene Grundsubstanz eingebetteten Fäden bestehen lässt. Diese Ansicht ist auf das Vorhandensein centrirter Fäden in der Spindelfigur gestützt, wo eine fädige Structur am leichtesten nachzuweisen ist. Bei ruhenden Zellen dagegen ist es viel schwieriger, derartige Mitome zu beobachten, und wo dieselben vorhanden zu sein scheinen, lassen sie sich zuweilen auf Aneinanderreihung gröberer Körnchen zurückführen. In den allermeisten Fällen dagegen und speciell was die achromatische Figur anbelangt, lässt sich bei günstigen Objekten zeigen, dass die Spindel- und Polfasern aus hintereinandergereihten Alveolen bestehen, deren fortlaufende Kanten als Fäden imponiren, während die Querverbindungen oder quer gestellten Alveolenkanten weniger deutlich hervortreten. Bütschli hat dies schon für die Asteren der sich furchenden Echinodermeneier wahrscheinlich gemacht und andere Forscher haben sich seitdem seinen Anschauungen angeschlossen, wie Eismond, welcher Furchungszellen von Amphibieneiern studirt hat[1]). Es lässt sich an diesen Objekten nachweisen, wie das ruhende Cytoplasma ein gleichmässig wabiges Gefüge besitzt und die Spindelfigur allmählich aus der Umordnung der Cyto- oder Karyoplasma-Alveolen zu Längsreihen entsteht. Ganz dasselbe zeigt das Ascarisei. Ich habe zum Vergleiche und zur Controlle eine Reihe von anderen Objekten in derselben Hinsicht geprüft, so z. B. die Zellen der Cephalopodenkeimscheibe, Tardigradeneier, Hodenzellen von Blatta und die Epithelzellen der Kiemenplatten von Salamanderlarven, sowie auch botanische Objekte, namentlich Pollenmutterzellen, und stets gefunden, dass das ruhende Cytoplasma

1) In ähnlichem Sinne lassen sich die Angaben von van Beneden (7) und Schewiakoff (115) über quere Verbindungen zwischen den Spindelfasern verwerthen. Letzthin hat Schaudinn (114) den wabigen Bau der Asteren bei sich theilenden Heliozoen geschildert.

wabig gebaut ist und dass die Spindelfigur aus der Umlagerung von Cyto- oder Karyoplasma-Alveolen hervorgeht. In allerletzter Zeit hat M. Heidenhain (60, 61) die fädige Structur des ruhenden und des sich theilenden Zellleibs zur Grundlage einer Theorie der Zelltheilung gemacht. Der Grundgedanke dabei, nämlich der, dass die die Zelltheilung bewirkenden Kräfte in der Spannung elastischer Fäden, welche mit Muskelfibrillen bezüglich ihres Baues und ihrer Wirkung zu vergleichen wären, ist keineswegs neu, sondern zuerst von van Beneden entwickelt und später von ihm selbst, Boveri und anderen ausgearbeitet worden, aber Heidenhain geht insofern viel weiter ab als sein Vorgänger, als er derartige centrirte und gespannte Fäden schon während der Zellruhe als bestehend annimmt, während man dieselben bisher erst während der Zelltheilung sich ausbilden liess. Heidenhain ist zu dieser Anschauung hauptsächlich auf Grund seiner Untersuchung an ruhenden Leucocyten gelangt. Bei diesem Objekte lässt sich wirklich unschwer an abgetödteten ruhenden Leucocyten eine Strahlung um das Centrosom oder Microcentrum nachweisen, was von zahlreichen anderen Beobachtern bestätigt worden ist. Ich habe nun dasselbe Objekt auf die Structur des Protoplasmas hin untersucht und gefunden, dass auch hier das Cytoplasma einen exquisit wabigen Bau zeigt und dass ferner die Strahlung um das Centrosom ebenfalls auf Aneinanderordnung von Alveolen zurückzuführen ist. Diese Thatsachen liessen sich an Schnitten durch gehärtete und gefärbte Zellen mit Hülfe der von M. Heidenhain verwendeten und anderen Methoden constatiren. Weiter schien es wünschenswerth, die Leucocyten im Leben zu untersuchen, was schon wiederholt geschehen war und es stellte sich heraus, dass die lebenden in lebhafter Bewegung begriffenen weissen Blutkörperchen des Salamanders einen deutlich wabigen Bau ihrer Zellsubstanz zeigen. Ich konnte sogar Photogramme solcher lebender Zellen anfertigen, welche den wabigen Bau illustriren. Dasselbe zeigen ganze abgetödete ungefärbte und gefärbte Leucocyten. Heidenhain (59) selbst hat nichts von einer derartigen Structur gesehen oder beschrieben, und seine Figur 11 macht mehr den Eindruck, als ob es sich um eine Interferenz verschiedener Strahlen resp. Wabenzüge als um die Wiedergabe einer netzig-wabigen Structur handle, obgleich er die Figur nach der einzigen Zelle entworfen

hat, an welcher er eine Querverbindung zwischen den Microsomen der centroperipherwärts verlaufenden Fibrillen gesehen haben will. Uebrigens hält er die betreffende Zelle nicht für ganz normal.

Das oben Mitgetheilte soll an dieser Stelle nicht als Argument gegen Heidenhain's cellulärmechanische Theorie angeführt werden, auf welche ich später zurückkommen will, da es für seine Folgerungen unwesentlich ist, ob die Zellfäden aus aneinandergereihten Alveolen oder Körnchen zusammengesetzt sind oder nicht, sondern nur um zu beweisen, dass die Leucocyten, welche er als Prototypen der Metazoenzelle betrachtet, hinsichtlich ihrer Protoplasmastructur sich nicht wesentlich von Ei, Hoden oder Epithelzellen unterscheiden. Ich habe bereits an anderem Orte (45) hervorgehoben, dass die Fachhistiologen, welche der Metazoenzelle einen fädigen Bau zuschreiben, jetzt meistens zugeben, dass das Protoplasma der Protozoen ein wabiges Gefüge zeigt. Zweck vorliegender Untersuchung war namentlich der, zu beweisen, dass ein derartiger Gegensatz zwischen der Protozoen und Metazoenzelle nicht besteht und deshalb erschien es auch wünschenswerth, das Protoplasma einer Amöbe mit dem eines Leucocyten zu vergleichen, namentlich da beide Objekte in gewissen Hinsichten, besonders was ihre Bewegungserscheinungen anbelangt, grosse Uebereinstimmungen zeigen. Es stellte sich heraus, dass das Protoplasma der Amoeba proteus einerseits und des Salamanderleucocyten anderseits den gleichen Bau besitzt. Bekanntlich hat schon Stricker eine Photographie eines lebenden Leucocyten (123) veröffentlicht und den netzigen Bau des Protoplasmas bei diesem Objekte betont.

Der Stricker'sche Leucocyt dürfte aber meiner Ansicht nach zu denjenigen weissen Blutkörperchen gehören, welche auch Heidenhain nach Präparaten abgebildet hat und die mit einer grossen Anzahl gröberer, lebhaft sich färbender Körnchen vollgepropft sind, währenddem ich hauptsächlich solche Leucocyten untersucht und photographirt habe, welche keine derartigen Einschlüsse zeigten. Die wirkliche Protoplasmastructur, d. h. der Alveolendurchmesser des anscheinend homogenen Protoplasmas der Salamanderleucocyten ist beträchtlich kleiner als derjenige der Körner oder Tröpfchen, welche der von Stricker abgebildete Leucocyt enthält. Die in lebhafter Bewegung begriffenen Leucocyten des Salamanders bilden breite, sehr flache, platten-

förmige Pseudopodien, welche ganz an die Pseudopodien der von F. E. Schultze unter dem Namen Placopus (117) beschriebenen Amöbe erinnern. Derartige Pseudopodien zeigen im Leben sehr deutlich eine wabige Structur und der Durchmesser der einzelnen Alveolen ist hier beträchtlich grösser, als bei ruhenden Leucocyten, wahrscheinlich weil in diesem Falle eine Vergrösserung in der Fläche der einzelnen Alveolen durch die Abplattung des Pseudopodiums erfolgt. An abgerundeten Leucocyten ist eine sogenannte Alveolarschicht deutlich ausgebildet und ebenso ist der Kern von einer einfachen Schicht radiär angeordneter Alveolen umgeben.

Auch Schäfer (112) beschreibt ein netzförmiges Gefüge des Protoplasmas bei (vermittelst eines Dampfstrahls) abgetödteten Leucocyten des Tritons, behauptet aber, dass die Pseudopodien nur aus ganz homogenem Plasma (Hyaloplasma) bestehen. Die in letzter Zeit wiederholt untersuchten Echinodermeneier zeigen ebenfalls ein deutlich wabig gebautes Cytoplasma und ich konnte bereits vor mehreren Jahren ein Photogramm des zweigetheilten lebenden Eies von Sparechinus granularis anfertigen, auf welchem das wabige Gefüge sowie die Alveolarschicht erkennbar sind. Bütschli (31) war schon durch das Studium desselben, aber conservirten und geschnittenen Objektes zu dem gleichen Schluss gelangt und hatte auseinandergesetzt, wie die strahlige Erscheinung der sogenannten Asteren oder Sonnen um die Pole der Kernspindel nur auf der Anordnung der Alveolen des Plasmagerüstes beruht. E. B. Wilson (129), welcher in letzter Zeit die Befruchtung und ersten Theilungen des Seeigeleies eingehend studirt hat, ist zu dem Schluss gelangt, dass das gesammte System der Asterenradien und Spindelfasern aus der Umordnung eines präexistirenden Netzwerkes, welches durch das Cytoplasma sowohl wie auch durch den Kern sich erstreckt, resultirt.“ Gleichzeitig bemerkt er, dass dem Ausdruck Archoplasma keine Bedeutung, ausser einer rein topographischen, zukommt, dass dasselbe ein Theil des allgemeinen Geflechtes (thread-work) ist, welches sich zeitweilig zu Polsonnen und Spindelfasern differenzirt und daher die Bezeichnung Archoplasma am besten ganz vermieden werden sollte. Versuche über künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur führten Bütschli zu dem Schlusse, dass dieselbe aus einer Umlagerung der

Alveolen eines Wabenwerkes entsteht. Die damals von mir zum Vergleich mit den künstlichen Spindeln angefertigten Präparate von Loligokeimscheiben und weitere Untersuchungen an den Keimscheiben von Sepia erlauben mir Bütschli's Ansichten zu bestätigen. Man erhält hier wesentlich dieselben Bilder wie bei den Furchungszellen der Echinodermeneier. Dasselbe gilt von den Tardigradeneiern, welche im Leben und an conservirtem Material untersucht wurden.

Es erschien mir wünschenswerth, die Structur der ruhenden und sich theilenden Zellen auch an anderen Objekten als Eiern kennen zu lernen und benutzte ich zunächst die männlichen Geschlechtszellen von Blatta, welche schon wiederholt der Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen sind. Auch hier liess sich ein wabiges Gefüge des Cytoplasmas und der karyokinetischen Spindel nachweisen. Das gleiche Ergebniss lieferte das Studium ruhender und sich theilender Pollenmutterzellen von Larix Europaea und Veltheimia capensis. Während im allgemeinen die Sexualzellen für derartige Untersuchungen am geeignetsten sein dürften, gibt es auch somatische Zellen, welche den wabigen Bau sowohl während der Ruhe als auch während der Theilung sehr deutlich zeigen. Ausser den schon erwähnten Leucocyten des Salamanders untersuchte ich auch die Epithelzellen der Kiemenplättchen der Salamanderlarve, welche schon im Leben einen deutlich wabigen Bau zeigen und habe an anderem Orte eine kurze Mittheilung darüber veröffentlicht (47). Uebrigens hat schon Henneguy (65) den wabigen Bau der Alveolarschicht der Epithelzellen der Salamanderlarve erkannt und abgebildet und neuerdings gelangte F. E. Schultze, welcher speciell die sogenannten Intercellularbrücken bei demselben Objekte untersuchte, zu einer mit der von mir hier auseinandergesetzten im wesentlichen übereinstimmenden Ansicht[1]). Ein weiteres für die Untersuchung im Leben sehr geeignetes Objekt sind die Epithelzellen der Kiemenplättchen von Gammarus pulex, deren Structur bereits von Bütschli (31) beschrieben und abgebildet worden ist. Vor nicht sehr langer Zeit beschrieb Lenhossék (84) ein wabiges, um den Kern zu concentrischen Kugelschalen angeordnetes Protoplasma bei den Zellen des Spinalganglions des Frosches, nach-

1) Verh. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1896.

dem Bütschli (31) ein derartiges wabiges Gefüge für die Ganglienzellen des Regenwurmes und des Kalbes nachgewiesen hatte. Diese Angaben veranlassten mich die Zellen der Spinalganglien des Kaninchens zu untersuchen, welche nach Flemming's Angaben ein wesentlich fädiges Protoplasma besitzen sollen, aber auch hier erscheint mir die Grundstructur des Cytoplasmas als eine wabige und lassen sich die von Flemming abgebildeten Fäden entweder auf fortlaufende Alveolenwände oder auf hintereinandergereihte gröbere Körnchen oder Granula zurückführen.

Da im Allgemeinen das wabige Gefüge des Protoplasmas für die Einzelligen im Gegensatz zu den Vielzelligen zugegeben wird, erscheint es überflüssig auch dafür Beispiele anzuführen, jedoch will ich nicht unerwähnt lassen, dass ein Vergleich der Protoplasmastructur eines einzelligen Thieres wie einer Amöbe oder eines Infusoriums mit derjenigen der weiter oben erwähnten Metazoenzelle die grössten Uebereinstimmungen ergibt. Diese Uebereinstimmung tritt am besten auf Photogrammen hervor und wie man auch die so erhaltene Structur deuten will, so muss doch zugegeben werden, dass zwischen dem Protoplasma der Einzelligen und der Vielzelligen kein derartiger Gegensatz bezüglich der feineren Structur herrscht, wie diejenigen Histiologen behaupten, welche bei den Einzelligen einen netzigen resp. wabigen Bau des Protoplasmas zugeben, dagegen im Protoplasma der Vielzelligen nur ein fädiges Gefüge gelten lassen wollen.

Auf die Theorie von dem netzförmigen Bau des Protoplasmas brauche ich hier nicht näher einzugehen, da die Wabentheorie, welche aus ihr hervorgegangen ist, von ihr hauptsächlich nur in der Auffassung des mikroskopischen Bildes differirt, wie ich dies schon bei Besprechung der Angaben van Beneden's über die Protoplasmastructur des Ascariseies angedeutet habe. Auch auf die sich vielfach widersprechenden Ansichten über die physiologische Rolle der Gerüstsubstanz und des Enchylemas will ich hier nicht besprechen, da ich mich wesentlich auf die morphologische Seite des Problems beschränken möchte. Dagegen muss ich hier noch einer neueren Modification der Filartheorie gedenken, welche von Reinke (107) herrührt und vielfach, besonders von seiten Waldeyer's[1]) und Kosta-

1) Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle in Deutsche mediz. Wochenschr. 1895. Nr. 43. p. 1—56, 4 Fig.

necki's (82a u. b) grossen Anklang gefunden hat. Es handelt sich um den sogenannten pseudowabigen Bau des Protoplasmas, welcher dadurch verursacht werden soll, dass zwischen den einzelnen Fäden, dem Mitom Flemming's, grössere und kleinere Körner und Vacuolen eingelagert sind, die das Bild eines Schaumes vortäuschen. Nun hat Bütschli niemals das Vorhandensein von besonderen Körnern oder von Vacuolen geläugnet, welche letztere, wenn sie relativ bedeutendere Grösse erlangen und zahlreich vorhanden sind, das Protoplasma zu einem äusserst grobschaumigen machen können. Gerade von solchen gröberen Schäumen sprechen nun in der Regel die Gegner der Wabentheorie und übersehen selbst die wirkliche feinere wabige Grundstructur, welche neben und unabhängig von der grobschäumigen zu constatiren ist, wie Bütschli vielfach hervorgehoben hat. Diese feinste Grundstructur wird dann gewöhnlich und meistens bei ganz ungenügender Vergrösserung durch eine schematische Punktirung wiedergegeben und zwar an solchen Stellen, wo die betreffenden Untersucher keine gröberen Körner oder Vacuolen, oder bei dem besten Willen keine Fäden nachweisen können. Es lässt sich natürlich nicht aus derartigen Abbildungen entnehmen, ob die einzelnen Punkte den Knotenpunkten des Netz- resp. Wabenwerkes, oder den einzelnen Alveolen selbst entsprechen. Dies gilt ganz besonders für die Abbildungen Kostanecki's, welcher neben den gröberen Pseudowaben und in deren Wände feinere Pseudowaben erkennt, in welchen endlich die Fibrillen verlaufen, „wie an Schnitten mit aller Sicherheit festzustellen ist". Nach Kostanecki soll das Verhalten der Deutoplasmamassen während des Ablaufs der Mitose, namentlich die verschiedenen Verschiebungen, welche sie erfahren, beim Ascarisei gegen die Annahme von wirklichen Waben (Alveolen Verf.) sprechen, denn, wenn die Deutoplasmamassen in wirklichen geschlossenen Waben lägen, könnten sie diese Umlagerungen nicht erfahren. Dieser Einwand, eigentlich der einzige, den K. gegen die Wabentheorie erhebt, zeigt, wie wenig er sie begriffen hat, denn abgesehen von Ausnahmsfällen, in welchen das Gerüstwerk mehr oder weniger erstarrt, ist dasselbe flüssig und nur etwas zähflüssiger, als der flüssige Inhalt der einzelnen Alveolen, sodass gerade solche Umlagerung durch die Schaumtheorie viel leichter zu erklären sind, als durch die Annahme fester elastischer Fäden, zwischen welche

die zähflüssigeren Deutoplasmamassen sich durchzwängen müssten. Da nun von Kostanecki kein weiterer Einwand gegen die Wabentheorie vorgebracht wird, anderseits auch die Einwände gegen die Filartheorie nicht berücksichtigt, geschweige denn widerlegt werden, will ich an dieser Stelle nur auf das früher in vorliegender Abhandlung und in bereits publicirten Aufsätzen Auseinandergesetzte verweisen, umsomehr als ich bei der Besprechung der Zelltheilungsmechanik zu zeigen hoffe, dass die Filartheorie mit den thatsächlichen Verhältnissen unvereinbar ist.

Der Kern.

Unter den Einwänden, welche gegen die Wabentheorie erhoben worden sind, wird folgender von O. Hertwig (70) gemacht: „dass für den Bau der Kernsubstanz, die ohne Zweifel dem Protoplasma in ihrer Organisation verwandt ist, die Wabentheorie nicht zutrifft. Denn während des Kerntheilungsprocesses treten mit grösster Deutlichkeit fädige Anordnungen in Form der Spindelfasern und Nucleinfäden hervor, deren Existenz wohl von Niemand in Zweifel gezogen werden kann."

Was zunächst den wabigen Bau des Kernes anbelangt, so hat Bütschli denselben ausser bei vielen Protozoen, bei einigen Vielzelligen abgebildet, z. B. in den Epidermiszellen des Regenwurms und den rothen Blutkörperchen des Frosches[1]). In letzter Zeit hat Braus (24) die wabige Structur der Kerne der Tritonblastula betont und Wilson (129) schreibt dem ruhenden Kerne des Echinodermeneies und der Furchungszellen ein Netz oder Wabenwerk von Linin zu, welches sich wesentlich gleich verhält, wie das protoplasmatische Netz oder Wabenwerk des Zellkörpers. Eigene Untersuchungen an Echinodermeneiern haben mich zu der Ansicht geführt, dass auf gewissen Stadien der Kern von einem Wabenwerke von Linin gleichmässig durchsetzt

1) Der wabige Bau des Kernes ist bei Protozoen schon wiederholt beobachtet und abgebildet worden: bei Rhizopoden, Dinoflagellaten und Infusorien von Bütschli, bei Diatomeen und Dinoflagellaten von Lauterborn, Euglypha Schewiakoff, Amoeben und sonstigen Rhizopoden Schaudinn. Bei Euglypha, wo die Kernmembran während des ganzen Verlaufs der Theilung erhalten bleibt, geht die Spindel unzweifelhaft aus der Umordnung der Alveolen der achromatischen Kernsubstanz hervor und hat Schewiakoff (115) auf die Querverbindungen zwischen den sog. Spindelfasern aufmerksam gemacht.

wird, wobei das Chromatin in Gestalt von Körnern den einzelnen Alveolen eingelagert ist und zwar so, dass die Chromatinkörner sich gewöhnlich in den Knotenpunkten befinden. Ganz das gleiche gilt für die Kerne des Eies und der Furchungszellen von Ascaris auf gewissen Stadien. Der gleichmässig wabige Bau des Liningerüstes lässt sich bei den Epidermiszellen der Salamanderlarve im Leben nachweisen und photographiren. Der Durchmesser der einzelnen Alveolen des Kerngerüstes scheint mir vielfach ein grösserer zu sein als derjenige der Alveolen des zugehörigen Cytoplasmas. Meistens aber zeigen nur kleinere Theile des Kernes die eben erwähnten Lininwaben, während der Rest aus grösseren anscheinend leeren Zwischenräumen besteht, welche höchst wahrscheinlich in lebendem Zustande mit Flüssigkeit angefüllt waren. Beim Ascarisei konnte ich alle Uebergänge zwischen diesen beiden Zuständen des Kernes beobachten und zwar zeigen die beiden Vorkerne, wenn sie beide dieselbe Grösse erlangt haben und sich einander nähern, meist ein gleichmässiges Wabenwerk. Allmählich, wenn die Vorkerne sich aneinanderlegen, treten immer grössere Vacuolen in denselben auf und es gibt ein Stadium, wo die Vorkerne ganz mit Flüssigkeit erfüllt zu sein scheinen und das Chromatin in Gestalt eines langen dünnen Fadens der Kernmembran oder Aussenschicht unmittelbar anliegt. Gleichzeitig scheint weitaus die grösste Menge des Linins zur Bildung des Kernfadens verwendet zu werden, worin es deutlich nachweisbar ist. Der Kernfaden besteht nämlich aus hintereinandergereihten Lininalveolen, in denen die jetzt viel ansehnlicheren Chromatinkörnchen eingelagert sind. Die Eisenalaunhämatoxylin-Methode ist zur Darstellung dieser Verhältnisse nicht geeignet, weil dabei die Chromosomen überfärbt werden, dagegen tritt die eben erwähnte Structur bei Färbung mit Anilinfarbstoffen sogar an ganzen Präparaten deutlich hervor. Dasselbe konnte ich an dem Kernfaden und an den Chromosomen der Epithelzellen der Salamanderlarve beobachten. Ein Theil des Linins muss aber noch ausserhalb des Kernfadens vorhanden bleiben, da während der Spindelbildung die beiden Vorkerne, sowie später die Kerne der Furchungszellen bei noch vollständig erhaltener Membran von den Spindelfasern durchsetzt werden. Dabei zeigt der intranucleäre Theil der Spindel genau dieselben Structurverhältnisse wie die ausserhalb der Vorkerne oder des

Kernes gelegenen Theile. Weitaus der grösste Theil der Spindel geht demnach aus Kernsubstanz hervor und ist nach Auflösung der Kernmembran nicht mehr von dem Material zu unterscheiden, welches vom Cytoplasma zum Spindelaufbau geliefert wurde. Es sind zahlreiche andere Fälle bekannt, wo weitaus der grösste Theil der Spindel von der Kernsubstanz gebildet wird, die Echinodermeneier liefern dafür ein Beispiel, wie von Wilson hervorgehoben wird, und ich kann auf Grund eigener an demselben Objekte angestellter Untersuchungen diese Anschauung gegenüber Kostanecki (83) bestätigen, welcher die Spindel hier der Hauptsache nach aus dem Cytoplasma hervorgehen lässt, denn es scheint mir beim Furchungskern des Seeigeleies eine extranucleäre Centralspindel gar nicht ausgebildet zu sein. Auf meinen Präparaten der Seeigeleier verhalten sich die Dinge wesentlich so, wie sie Braus für die Zellen der einschichtigen Tritonblastula schildert, mit dem Unterschiede, dass beim Triton die Centrosomen von vorherein an den entgegengesetzten Polen des Kernes liegen und die Spindelfasern im Inneren des Kernes bei noch unversehrter Membran entstehen. Beim Furchungskerne des Seeigeleies dagegen theilt sich das vom Spermatozoon gelieferte Centrosom und die Tochtercentrosomen rücken je an einen Kernpol, wo die Kernmembran zuerst aufgelöst wird, nichts desto weniger ist Wilson zu dem Schlusse gelangt, dass die Spindelfasern, welche den Kern durchsetzen, nicht von den Polen aus hineinwachsen, wie früher vielfach angegeben wurde und speciell Henneguy (65) für die Forellenkeimscheibe beschreibt, sondern aus dem präexistirenden Kernreticulum sich heraus differenziren. Dieser Modus der Spindelbildung muss sehr verbreitet sein und erklärt, warum früher meistens angenommen wurde, dass die karyokinetische Spindel ganz aus dem Kern entstände, ja Oscar Hertwig (68) vertritt noch jetzt den Standpunkt, dass die ganze Spindel mit Ausnahme der Polstrahlung aus dem Liningerüst hervorgeht[1]). Wir haben gesehen, dass beim Ascarisei ein Theil der Spindel unzweifelhaft aus dem Cytoplasma, ein anderer aus dem Karyoplasma hervorgeht, und es ist auch für andere Fälle,

1) Auch Flemming 1892 (Ergebnisse d. Anat. u. Phys. herausgegeben von Merkel und Bonnet) leitet den allergrössten Theil der achromatischen Spindel, d. h. die ganze Spindel mit Ausnahme der Enden, vom Karyoplasma ab.

wo eine Centralspindel im Sinne Hermann's (67) vorhanden ist, sehr wahrscheinlich, dass die Centralspindel die Polstrahlung und ein Theil der sogenannten Mantelfasern aus dem Cytoplasma, der Rest der Mantelfasern aus dem Karyoplasma gebildet werden. Daraus kann man schliessen, dass der Hertwig'sche Einwand gegen die Wabentheorie keine Berechtigung hat, denn wenn aus dem wabigen Cytoplasma sogenannte Spindelfasern gebildet werden, anderseits in dem Karyoplasma, welches ebenfalls wabig sein kann, Spindelfasern hervorgehen, so darf man wohl annehmen, dass in beiden Fällen die Fasern aus der Umordnung der Alveolen zu Längsreihen entstehen.

Spindel.

Bekanntlich weichen die Ansichten über die Herkunft und Zusammensetzung der karyokinetischen Spindel sehr auseinander; einige Forscher lassen die gesammte Spindel aus dem Kern hervorgehen, wie vielfach früher angenommen wurde und in letzter Zeit von Carnoy, Bolles Lee (12) und Anderen behauptet wird, nach Rabl und Oscar Hertwig stammen nur die Polstrahlen aus dem Cytoplasma, während alle übrigen Fasern aus Kernmaterial gebildet werden sollen. Dieser Anschauung steht eine andere gegenüber, welche die gesammte Spindel und Polstrahlungen aus dem Cytoplasma entstehen lässt (Fol, Guignard u. a.). Henneguy (65) schliesst sich dieser Ansicht an und begründet sie durch seine Beobachtungen an den sich theilenden Zellen der Forellenkeimscheibe. Van Beneden und Boveri[1]), welche sich die fertige Spindel aus zwei mit der Basis aneinanderstossenden Kegeln bestehend denken, die aus dem Cytoplasma hervorgehen, fassen die sogenannten Verbindungsfasern als Lininfäden auf und schreiben denselben demnach einen karyoplasmatischen Ursprung zu. Seit Hermann's Arbeit über die Entstehung der Spindel (67 hat sich die Zahl derjenigen, welche für den cytoplasmatischen Ursprung der Spindel eintreten, beträchtlich vermehrt. Hermann selbst leitet die sogenannte Centralspindel, d. h. das System derjenigen Fasern,

1) Neuerdings (19) verwahrt sich Boveri dagegen, dass er zu denjenigen gerechnet würde, welche ganz allgemein die Spindel (bei den Metozoen) ausschliesslich aus dem Cytoplasma entstehen lassen, obgleich er dies für das Ascarisei angegeben hat. (Furchungsspindel.)

welche ununterbrochen von einem Centrosom zum andern ziehen, sowie einen Theil derjenigen Fasern, welche von den Centrosomen nach den Chromosomen ziehen, vom Cytoplasma ab und lässt diese Fasern mit der achromatischen Substanz des Kernes in continuirliche Verbindung treten.

Es lässt sich nun gar nicht bestreiten, dass in vielen Fällen die ganze Spindel aus dem Kern hervorgeht, da nämlich, wo die Kernmembran während der ganzen Theilung deutlich erhalten bleibt, so z. B. bei den Micronucleis der Infusorien, den Kernen vieler Protozoen, dem Keimbläschen von Phyllirhoe, von Ophryotrocha (88), oder man müsste annehmen, dass Cytoplasma durch die Kernmembran in den Kern eindringt. Diese Annahme ist zwar schon mehrfach gemacht worden, aber ohne dass Thatsachen zu ihren Gunsten sprächen. Wo die Kernmembran während der Theilung bestehen bleibt und eine Polstrahlung entwickelt ist, liegt dieselbe ausserhalb der Kernmembran im Cytoplasma mit Ausnahme von den Hodenzellen von Ascaris megalocephala univalens. Hier bildet sich nach Brauer bei noch erhaltener Kernmembran im Innern des Kernes eine kleine Spindel, welche eine deutliche Polstrahlung zeigt. Anderseits ist es nicht weniger klar, dass in vielen Fällen die junge Spindel im Cytoplasma bei noch vollständig erhaltener Kernmembran gebildet wird, also ganz unabhängig vom Kern, so zeichnet Rawitz (105) in den Spermatocyten des Salamanders junge Spindeln ab, deren Länge dem Längsdurchmesser des noch vollständig intacten Kernes gleichkommt und dasselbe konnte ich bei den Spermatocyten erster Ordnung von Blatta Germ. (42) beobachten. Kleinere junge Spindeln beschreibt auch J. S. Moore bei den Spermatocyten der Elasmobranchier. Als weitere Beispiele kann ich die junge Spindel zwischen den beiden Pronuclei und ausserhalb des Kernes der Furchungszellen von Ascaris megalocephala anführen. Ganz dasselbe wurde bei anderen Eiern beobachtet, wo die Vorkerne gleich gross sind und nicht miteinander verschmelzen, wie bei Chaetopterus pergamentaceus nach Mead (88) und Physa fontinalis nach Kostanecki und Wierzejski (82); gerade so verhält sich auch das Tardigradenei. Ebenso sind diejenigen Strahlen, welche von den Spindelpolen in den Zellkörper und zum Kerne hin ausstrahlen, cytoplastischen Ursprungs, was besonders deutlich beim Ascarisei zu constatiren war. Daraus

ergibt sich, dass zwar die Spindel in gewissen Fällen ganz aus Kernsubstanz bestehen kann, in den meisten Fällen aber gemischten Ursprungs ist. Dass sie jedoch jemals ganz aus Cytoplasma hervorgehen sollte, erscheint mir sehr unwahrscheinlich und ich wüsste nicht, wie man dies nachweisen könnte, da in den Fällen, wo die junge Spindel ausserhalb des Kernes auftritt, die Kernmembran früher oder später aufgelöst wird und dann nicht mehr mit Sicherheit entschieden werden kann, was Karyo- und was Cytoplasma ist. Zwar schildert Henneguy die Spindelbildung bei den Zellen der Forellenkeimscheibe derart, dass die Spindelfasern von den Centrosomen resp. den Attractionssphären, welche an den Kernpolen gelegen sind, in den Kern hineinwachsen, dessen Membran an den Polen sich aufgelöst hat, doch erscheint es mir wahrscheinlicher, dass der Process bei diesem Objekte wie beim Seeigelei nach Wilson's Beschreibung und meinen eigenen Beobachtungen verläuft, nämlich so, dass die im Kern gelegenen Fasern durch Aneinanderreihung von Liniualveolen zu Längszügen entstehen, welche continuirlich in ähnliche cytoplasmatische Alveolenzüge übergehen. Die Darstellung Platner's (98) von der Genese der ersten Richtungsspindel des Aulastomoeeies dürfte in ähnlichem Sinne zu verwerten sein, ebenso die Bildung der Furchungsspindeln bei Ophryotrocha nach Korschelt (80). Sollten die Strahlen wirklich von den Sphären in den Kern hineinwachsen, so müssten sie im Ascarisei durch die nirgends aufgelöste Kernmembran durchwachsen, was mir höchst unwahrscheinlich vorkommt. Ein derartiger gemischter Ursprung der Spindelfigur, welcher theils aus dem Protoplasma, theils aus der Kernsubstanz hervorgehen kann, ist schon früher von Platner angegeben worden und wird auch von Boveri (19) anerkannt, jedoch aus anderen Gründen als diejenigen, welche ich dafür angeführt habe. Platner lässt die ganze Spindel mit Ausnahme der Verbindungsfasern aus dem Protoplasma hervorgehen, Boveri stützt sich darauf, dass die Richtungsspindel bei Ascaris ganz aus dem Kern, die Furchungsspindel ganz aus dem Protoplasma resp. aus dem im Protoplasma zerstreuten Achroplasma entsteht, während hier meiner Ansicht nach auch die Verbindungsfasern aus Kernmaterial der „lame intermédiaire" hervorgehen[1]).

1) Bütschli (32) ist auf Grund seiner Versuche über die

Betrachten wir nun den Bau der karyokinetischen Spindel, so ist zunächst hervorzuheben, dass van Beneden (7) die erste Furchungsspindel des Ascariseies als aus zwei mit der Basis aneinanderstossende Kegel aufgefasst hat, indem die Strahlen jedes Kegels das Centrosom zur Spitze, die Kernplatte oder Aequatorialplatte zur Basis haben. Boveri hat sich hierin van Beneden angeschlossen. Später haben van Beneden und Neyt durchgehende Fasern gefunden, was seitdem von v. B.'s Schüler Herla bestätigt worden ist. Wie aus dem beschreibenden Theil dieser Arbeit zu entnehmen ist, sprechen meine Befunde durchaus nicht für die Zusammensetzung der Spindel aus zwei getrennten Kegeln, sondern wir haben zunächst einerseits eine extranucleäre junge Spindel mit durchgehenden Fasern, anderseits bogenförmig von einem Centrosom zum andern durch den Kern (oder die Vorkerne) verlaufende Fasern. Wenn einmal die Kernmembran verschwunden und die Spindel auf dem Stadium der Aequatorialplatte angelangt ist, so sind die beiden früher unterscheidbaren Strahlensysteme nicht mehr auseinanderzuhalten[1]).

Seit Hermann's Untersuchungen über die Spindelbildung in den Hodenzellen des Salamanders pflegt man zweierlei Arten von Spindelfasern zu unterscheiden: 1. die sogenannten Centralspindelfasern, 2. die Mantel- oder Zugfasern. Die Centralspindelfasern sind solche, die ununterbrochen von einem Centrosom zum anderen ziehen und werden öfters auch Stützfasern genannt, die Mantel- oder Zugfasern sollen von dem Centrosom ausgehen und an einem Chromosom sich ansetzen. Nach Hermann's Beschreibung entsteht die Centralspindel ausserhalb des Kernes im Cytoplasma und unmittelbar nach der Theilung der Centrosomen zwischen denselben. Schon vor Hermann hatte van Beneden

künstliche Erzeugung der karyokinetischen Figur gleichfalls zu der Ansicht gelangt, dass die Spindel sowohl aus der achromatischen Gerüstsubstanz des Kernes, wie aus dem Protoplasma hervorgehen kann.

1) Es beruht daher auf einem Missverständniss, wenn Kostanecki (82 b) mir gegenüber hervorgeht, dass es in der 1. Furchungsspindel des Ascariseies auf dem Stadium der ungeteilten Aequatorialplatte von Pol zu Pol durchgehende Fasern gäbe, dies habe ich niemals geleugnet, im Gegentheil, sondern nur betonen wollen, dass ich die Unterscheidung zwischen Zug- und Stützfasern und Mantel- und Centralspindelfasern für eine ganz künstliche halte.

solche junge Spindeln ausserhalb des Kernes zwischen dem getheilten Centrosom beim Ascarisei abgebildet, während Boveri keine derartige Verbindung zwischen den Centralkörpern zeichnet. Sind nun die beiden erwähnten Faserarten wirklich von einander verschieden und bilden sie beide unerlässliche Bestandtheile der Spindel? Ich glaube dies verneinen zu dürfen und schliesse mich darin Boveri gegen Heidenhain an, dass die Centralspindel, wenigstens der Anlage nach, nicht überall vorhanden ist. Zunächst muss ich bemerken, dass es thatsächlich junge Spindeln gibt, welche unmittelbar nach der Theilung des Centrosoms zwischen den Centrosomen auftreten, so z. B. in gewissen Generationen der Spermatocyten des Salamanders nach Hermann (67), Rawitz (05) und Meves (90), in den Spermatocyten erster Ordnung der Selachier nach Moore (94), in den Spermatocyten der Insekten, wie ich z. B. bei den Spermatocyten von Blatta beobachten konnte. Dagegen kann die junge Spindel auch erst dann entstehen, wenn die Tochtercentrosomen bereits beträchtlich auseinandergewichen sind, wie bei der Furchungsspindel des Ascariseies nach meiner Beschreibung, wo sie erst dann auftritt, wenn der ziemlich lange Verbindungsfaden zwischen den Centrosomen aufgelöst ist; ebenso bei den Epithelzellen der Kiemenplättchen der Salamanderlarve. Weiter schwankt der Moment des Auftretens bei verschiedenen Zellgenerationen, wie bei Ascaris, wo die junge Spindel auf dem Zweizellenstadium zwischen den getheilten Centrosomenhälften früher auftritt, als bei der ersten Furchungsspindel. Endlich kann eine sogenannte Centralspindel ganz fehlen, es treten nur Fasern zwischen den Centrosomen und den Chromosomen auf, während die Centrosomen erst dann durch direkte von einem zum anderen Centralkörper ziehende Fasern verbunden werden, wenn die Centrosomen an die beiden einander entgegengesetzten Kernpole angelangt sind. So tritt nach Drüner (93) die Centralspindel bei gewissen Spermatocyten des Salamanders erst dann auf, wenn die Centrosomen ziemlich weit auseinandergerückt sind und es fehlt eine Centrodesmose zwischen ihnen (d. h. ein die Centralkörper verbindender Faden) und nach Moore's Abbildungen fehlt die sog. junge Centralspindel ganz bei der Theilung der Spermatogonien und der Spermatocyten zweiter Ordnung der Selachier. Aehnliches hat Braus für die älteren Zellen der mehrschichtigen Tritonblastula angegeben. Die Thatsache, dass

eine sogenannte Centralspindel fehlen kann, spricht sehr gegen die Annahme, dass in manchen Spindeln zweierlei verschiedene Fasern: Centralspindelfasern und Stützfasern vorhanden sind, dazu kommt noch, dass auf dem Stadium der fertig ausgebildeten Spindel, d. h. auf dem Stadium der Aequatorialplatte in vielen Fällen kein Unterschied zwischen Stütz- und Zugfasern mehr gemacht werden kann. Dies ist nur dann möglich, wenn die Chromosomen in einem Kranz um den axialen Theil der Spindel gruppirt sind, oder mit anderen Worten, wenn die Aequatorialplatte von der Spindelaxe durchbohrt wird. Braus hebt für die Spindel der Zellen der mehrschichtigen Tritonblastula hervor, dass an ihr keine Sonderung zwischen Centralspindel und Spindelmantel zu erkennen ist. Als eine dritte Art von Spindelfasern sind die sogenannten Verbindungsfasern beschrieben worden, das sind diejenigen Fasern, welche beim Auseinanderweichen der Tochterkernplatten die Tochterchromosomen der einen mit denen der anderen Tochterplatte verbinden. Die Verbindungsfasern werden gewöhnlich von Kernmaterial abgeleitet und van Beneden lässt sie aus der sogenannten lâme intermédiaire entstehen, d. h. aus derjenigen weniger färbbaren Substanz, welche die durch Spaltung des Mutterchromosoms hervorgegangenen zwei Tochterchromosomen verbindet. Es ist nun gar nicht unwahrscheinlich, dass diese Verbindungsfasern aus einem Theil der Lininwaben, welchen die Chromatinkörner des ruhenden Kernes eingelagert sind, hervorgehen, zumal sie öfters stärker färbbar sind und vielleicht eine geringe Menge Chromatin führen. Ihre Herkunft aus Linin genügt aber sicherlich nicht, um die Verbindungsfasern in einen Gegensatz mit den andern Spindelfasern zu bringen, da, wie ich nachgewiesen zu haben glaube, ein grosser Theil der Spindel bei Ascaris aus Linin hervorgeht. Weiter zeigen die Verbindungsfasern einen ausgeprägt wabigen Bau, welcher bei Ascaris deshalb besonders deutlich auftritt, weil die Verbindungsfasern lange Zeit parallel bleiben, daher sind auch die Querverbindungen so scharf zu sehen, dass sie Herla aufgefallen sind.

Endlich wären noch die Zugbänder zu erwähnen, d. h. besonders starke „Zugfasern“, welche von dem Centrosom zu einem Chromosom ziehen und an dem Schleifenwinkel des V-förmig gebogenen Chromosoms inseriren. Bei Ascaris habe ich keine

derartigen Bildungen finden können und habe sie an vielen anderen Objekten vergeblich gesucht, bis ich die Epithelzellen von Salamandra untersuchte. Hier konnte ich, wie Reinke (106) und Drüner (39) für Bindegewebszellen und Hodenzellen desselben Thieres und Braus für die Zellen der Tritonblastula beschrieben hatten, besonders starke Fasern von dem Centrosomen nach den Schleifenwinkeln ziehen sehen. Genauere Untersuchung dieser sogenannten Zugbänder ergab, dass sie ebenfalls aus hintereinandergereihten Alveolen bestehen, welche nach dem Chromosom zu an Durchmesser zunehmen.

Polsonnen und Sphären.

An beiden Polen der karyokinetischen Spindel treten gewöhnlich Bildungen auf, welche als Polsonnen oder Astrosphären bezeichnet werden. Die Polsonne wird von einer Anzahl von Radien oder Alveolenzügen gebildet, welche von dem Centralkörper oder seiner Umgebung ausstrahlen und sich allmählich im Protoplasma verlieren. Der Uebergang zwischen den eigentlichen Polstrahlen und den Spindelfasern ist ein ganz allmählicher, namentlich in den Fällen, wo dieselben sowohl als die Spindelfasern ausgesprochen bogenförmig verlaufen. Während diejenigen Fasern, welche unmittelbar ausserhalb der Kernplatte liegen, noch continuirlich von einem Pol zum anderen zu verfolgen sind, hört der Zusammenhang in dem Aequator der Zelle für die darauffolgenden (mehr peripher liegenden) Strahlen auf, die Fasern werden allmählich kürzer und schliesslich sind dieselben nicht mehr von den Strahlen der eigentlichen Polsonnen, welche in keinerlei Connex mit den Chromosomen stehen, zu unterscheiden. Ich habe gezeigt, dass wenn man von denjenigen Autoren absieht, welche in den Strahlen der Polsonnen und den Spindelfasern eine besondere Substanz erblicken, fast allgemein zugegeben wird, dass die Astrosphären aus dem Cytoplasma hervorgehen. Eine weitere Ausnahme würde natürlich die Spindel der Hodenzellen von Ascaris meg. univalens nach Brauer bilden, wo die Anlage der ganzen karyokinetischen Figur mitsammt derjenigen der zuerst schwach ausgebildeten Astrosphären aus dem Kern hervorgeht.

Schon von den ersten Beobachtern der karyokinetischen Figur wurde im Centrum des Asters oder der Astrosphäre ein heller Centralhof beschrieben, welcher an lebenden Eiern deut-

lich zu erkennen ist, da er von Körnern frei ist und von dem aus die eigentlichen Strahlen des Asters in das körnerführende Protoplasma ausstrahlen. Dieser Centralhof entspricht meinen Erfahrungen nach dem, was van Beneden (7) als Sphäre, ich selbst als Centroplasma bezeichnet habe. Der centralste, auf Präparaten sich schwächer färbende Theil des hellen Centralhofes ist später von van Beneden als Markschicht, „zone médullaire", bezeichnet worden und wird neuerdings im Anschluss an Boveri fast allgemein „heller Hof" genannt. Um jede Verwechslung zwischen dem hellen Centralhof (Centroplasma) der früheren Beobachter und dem hellen Hof (Markzone) der späteren Autoren zu vermeiden, will ich die Bezeichnung „helles Höfchen" für die Markzone gebrauchen. Häcker (58) hat auf die Unbeständigkeit in Vorkommen und Ausbildung des hellen Höfchens hingewiesen, welches übrigens nur am conservirten Objekt beobachtet worden ist und daran die Ansicht geknüpft, dass es ein Kunstprodukt, d. h. ein Produkt der Conservirungsmethode sei. Ich selbst habe das Fehlen des hellen Höfchens in vielen Fällen constatiren können, aber wo ich es gesehen habe, zeigte es eine deutliche wabige Structur, wobei die Alveolen zu concentrischen Kreisen um das Centrosoma angeordnet waren und öfters auch radiär von demselben ausstrahlten. Das Wabenwerk des hellen Höfchens war stets feiner als dasjenige des übrigen Centroplasmas und färbte sich stets schwächer. Auf dieser Verfeinerung in der Structur und der schwächeren Färbbarkeit des Plasmas in der unmittelbaren Umgebung des intensiv gefärbten Centralkörpers beruht eben das Auftreten des hellen Höfchens auf Präparaten. Ein ganz structurloses helles Höfchen, oder mit anderen Worten ein leerer Raum um das Centrosoma, ist mir bis jezt nicht zu Gesicht gekommen und würde ich eine derartige Bildung anstandslos mit Häcker als ein Schrumpfungsprodukt betrachten. Es scheint mir ganz leicht möglich, dass gewisse Reagentien eine Schrumpfung des Centroplasmas oder des Centralkörpers, oder beider veranlassen, sodass um das Centrosom ein leerer Raum entsteht, wie ein solcher häufig um den Kern conservirter Zellen auftritt. Dagegen kann ich das helle Höfchen im Allgemeinen, d. h. da wo es eine feinere Structur zeigt, nicht als ein Kunstprodukt auffassen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Umgebung des Diffusionsvorgänge veranlassenden Centrosoms

zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Entfernungen vom Centralkörper Differenzen in der Dichtigkeit aufweist, welche Unterschiede in der Feinheit der Structur und in der Färbbarkeit des Centroplasmas bedingen. Für diese Auffassung sprechen die Beobachtungen an lebenden Eiern, wo das allmähliche Entstehen, Anwachsen und Verschwinden des Centroplasmas verfolgt werden kann und die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur (Bütschli 32). Ich glaube daher, dass in den allermeisten Fällen das helle Höfchen wirklich vorgebildet ist. Wenn auch das helle Höfchen an dünnen und sehr intensiv gefärbten Schnitten beobachtet werden kann, so tritt es noch deutlicher an ganzen, gewöhnlich schwächer gefärbten Zellen und Eiern auf, da hier der Centralkörper und die Peripherie des Centroplasmas intensiver gefärbt sind als die unmittelbare Umgebung des Centrosomas, dasselbe gilt für nicht sehr stark gefärbte Schnitte, und daraus erklärt sich auch, dass das helle Höfchen zuweilen [beispw. von Brauer (21, 22)] zum Centrosoma gerechnet wird.

Van Beneden unterscheidet ausser dem hellen Höfchen (zone médullaire) in der Sphäre noch eine periphere oder Rindenzone (zone corticale). Während nach diesem Forscher die Medullarzone nur von spärlichen und schwach hervortretenden Radien durchsetzt wird, bildet ein Kreis von gröberen Körnchen die Grenze zwischen ihr und der Corticalzone, welche sehr deutliche, radiär verlaufende Fasern durchziehen. Das helle Höfchen und die Rindenzone bilden zusammen eine Kugel, welche das Centrum der Astrosphäre einnimmt und Attractionssphäre oder kurzweg Sphäre genannt wird und meiner Ansicht nach dem hellen Centralhof oder Centroplasma entspricht. Es frägt sich nun, ob in dem Complex der Astrosphäre stets ein Centroplasma, welches, wenn es kuglig ist, Sphäre genannt werden mag, und in dem Centroplasma eine Rindenschicht nachzuweisen ist Das Vorkommen einer Corticalschicht setzt zwei Bedingungen voraus: erstens, dass eine sogenannte Sphäre oder Attractionssphäre, zweitens, dass ein helles Höfchen (Medullarzone) vorhanden ist. Wir haben gesehen, dass das helle Höfchen fehlen kann und dann kann nur von einer Sphäre überhaupt die Rede sein. Van Beneden bezeichnete damit den centralen Theil der Polsonne oder Astrosphäre, welcher sich auf seinen

Präparaten durch besondere Färbung und Structur abhob. Boveri erklärt dagegen die Attractionssphäre kurzweg für ein Kunstprodukt, d. h. als den dichtesten centralen Theil der Astrosphäre, welcher in seiner radialen Structur stark verdorben ist und sich als ein grösserer oder kleinerer mehr oder weniger scharf begrenzter kugliger Fleck darstellt. Ich stimme nun mit Boveri überein, wenn er behauptet, dass man gewöhnlich keine scharfe Grenze zwischen Sphäre und Astrosphäre ziehen kann, muss aber betonen, dass der centrale Theil der Astrosphäre auch da, wo die Polstrahlung sehr deutlich und mächtig entwickelt ist, in seiner Structur sich doch von dem peripheren unterscheidet, insofern hier die Alveolenzüge nicht nur radial gegen das Centrosom, sondern auch zu concentrirten Kreisen oder richtiger Kugelschalen um den Centralkörper angeordnet sind. Diese concentrische Anordnung der Alveolenlagen, welche meiner Ansicht nach den „Microsomenstraten" der Autoren entsprechen dürfte, ist keineswegs Kunstprodukt und etwa mit den Frommannschen Linien[1]) zu vergleichen, wie Boveri angibt, sondern tritt an den verschiedensten Objekten und bei den verschiedensten Fixirungen sehr deutlich auf. Sie beruhen wahrscheinlich darauf, dass die aufgequollenen Centrosomen zeitweise einen gleichmässigen Druck auf das sie umgebende Plasma ausüben. Ganz ähnliche Erscheinungen können um die Kerne der Spermatocyten erster Ordnung von Blatta beobachtet werden, während der Zeit, wo sie bedeutend anwachsen, um schliesslich durch Theilung die Spermatocyten zweiter Ordnung zu produciren. Die concentrische Anordnung der Alveolenlagen im Centrum der Astrosphäre tritt auch beim Ascarisei sehr deutlich hervor, wie ich öfters zu beobachten Gelegenheit hatte. Auch an lebenden Zellen lässt sich der centrale Theil der Astrosphäre, z. B. bei sich furchenden Echinodermeneier oder den Eiern kleiner Nematoden deutlich als ein heller rundlicher Fleck unterscheiden und entspricht dem hellen Hof oder dem Centralhof der älteren Beobachter, welche lebende Zellen oder Eier studirten, oder dieselben einfach mit Essigsäure abtödteten, ohne zu färben. Es lässt sich leicht feststellen, dass die Dotterkugeln und die gröberen Granula, welche das übrige Protoplasma durchsetzen, im Centralhof fehlen, während

1) Durch Behandlung mit Silbernitrat an Nervenfasern erzeugte Liniensysteme.

die peripheren Strahlen der Polsonne zwischen die Körner und Dotterkugeln eindringen. Dieser Umstand und die verschiedene Lichtbrechung des Plasmas der Centralhöfe erklärt die Thatsache, dass der centrale Theil der Astrosphäre im Leben wahrgenommen werden kann. Auch an Totopräparaten und Schnitten ist zuweilen das Centroplasma oder die Sphäre sehr scharf gegen den peripheren Theil der Astrosphäre abgesetzt. Allerdings muss ich Boveri wiederum Recht geben, wenn er den Ausdruck Attractionssphäre in seiner ursprünglichen Bedeutung, d. h. als einen deutlich abgegrenzten mittleren Theil der Astrosphäre, nicht für allgemein anwendbar hält. Ich habe schon an anderem Orte auseinandergesetzt (45), dass der Centralhof öfters gar nicht die Gestalt einer Kugel besitzt, daher der Ausdruck Sphäre in diesen Fällen unpassend ist und dafür den Ausdruck Centroplasma vorgeschlagen[1]). Ich würde unbedenklich statt Centroplasma den von Vejdowsky (124) gebrauchten Ausdruck Periplast verwendet haben, wenn es mir nicht sehr wahrscheinlich wäre, dass dieser Forscher zuweilen darunter etwas ganz anderes versteht, nämlich eine Lage von besonders structurirtem Protoplasma, welche den Kern umgibt und meiner Ansicht nach in keinem direkten Zusammenhang mit der Astrosphäre oder besser gesagt mit dem Centrosom steht.

In letzter Zeit wird die Sphäre oder das Centroplasma vielfach als ein wirkliches Zellorgan, als eine dauernd jeder Zelle zukommende Bildung betrachtet, und in der That sind in ruhenden Zellen um den oder die Centralkörper herum Bildungen nachgewiesen worden, welche der Attractionssphäre, d. h. dem centralen Theil der Astrosphäre entsprechen sollen. Boveri erklärt die allgemeine Verbreitung, welche der Ausdruck Attractionssphäre oder kurzweg Sphäre gewonnen hat, dadurch, „dass zuerst er, dann van Beneden und Neyt (7) die Mittheilung gemacht hätten, dass nicht nur das Spindelpolkörperchen (Centrosoma) sich während der Zellenruhe erhält und durch Theilung auf die Tochterzellen übergeht, sondern dass auch das, was später als Aster erscheint, schon als körnige Kugel vorhanden ist, um sich gleichfalls durch Theilung in die Anlage des

1) Aus demselben Grunde scheint mir der Ausdruck Mikrosphäre, den Kostanecki neuerdings auf das helle Höfchen anwendet, nicht zweckmässig.

Amphiasters umzubilden. Erst durch diese Entdeckung und dadurch, dass nun van Beneden diese körnigen Kugeln mit seiner sphères attractives identificirte, kam die Bezeichnung Attractionssphäre zur Bedeutung. Sie gewann damit gleichzeitig nach van Beneden's eigener Darstellung einen etwas anderen Sinn; denn das Hauptgewicht ruhte nun nicht mehr auf jener angeblichen Differenzirung der ausgebildeten Strahlenfigur, sondern darauf, dass diese Bildung oder ein Theil von ihr in der ruhenden Zelle in anderer Form fortbesteht." Ich kann mich nun mit dem ersten Theil dieser Erklärung nicht einverstanden erklären, denn van Beneden's Sphären entsprechen durchaus nicht der oder den Archoplasmakugeln Boveri's. Während Boveri zuerst eine Archoplasmakugel in der Nähe des eingedrungenen und zerfallenen Spermatozoons auftreten lässt, gibt van Beneden in seiner zweiten Arbeit an, dass von vornherein zwei Sphären auftreten auf dem Stadium, wo die Pronuclei einen netzigen Bau zeigen und noch sehr von einander entfernt sind, ferner fasst er die körnige Kugel im Centrum des Eies keineswegs als Sphäre auf, sondern als das zerfallene Protoplasma des Spermatozoons. Auch von einem körnigen Bau der Sphäre ist bei van Beneden und Neyt nicht die Rede. Richtig aber ist die Bemerkung Boveri's, dass das Hauptgewicht auf die Continuität der Sphäre gelegt wird, auch stimme ich ihm bei, wenn er diese Continuität leugnet, weil es nackte Centrosomen gibt, d. h. solche, welche direkt von gewöhnlichem indifferenten Protoplasma umgeben sind. Ein Beispiel dafür liefern ausser dem Aulastomumei nach Platner, welches gewöhnlich angeführt wird, die Epithelzellen der Kiemenplättchen von Salamandra (47) und das Centrosom des ungefurchten Ascariseies nach meinen eigenen Beobachtungen. Wie steht es aber mit den zahlreichen Fällen, wo in der ruhenden Zelle das oder die Centrosomen von einer Hülle von besonders structurirtem Protoplasma umgeben sind, z. B. bei den Spermatocyten erster Ordnung von Salamandra. Wenn man mit den meisten Autoren annimmt, dass aus der Substanz des sich theilenden Centrosoms und der es umgebenden Hülle die junge Spindel hervorgeht, so würde in gewissen Fällen die Continuität des Centroplasmas zugegeben werden. Ich habe bei den Spermatocyten von Blatta ganz ähnliche Gebilde, wie sie bei den

entsprechenden Zellen des Salamanderhodens beschrieben werden, beobachtet und glaube, dass die sogenannten Sphären aus einer concentrischen Anordnung des Protoplasmas um das Centrosom resultiren; dazu kommt noch, dass in dieses Centroplasma besondere, ziemlich grosse Granula eingelagert sind, welche zuweilen in ihrer Zahl in bestimmtem Verhältniss zu den Chromosomen stehen, bei gewissen anderen Thieren (Lungenschnecken, Paludina, Proteus) als Archoplasmaschleifen aufgefasst worden sind. Bei der Blatta lässt sich jedoch nachweisen, dass die Spindelanlage nicht aus der Substanz des Centrosoms oder aus dem Verbindungsfaden der Tochtercentrosomen (secundäre Centrodesmose von M. Heidenhain) hervorgeht, noch aus den dem Centroplasma eingelagerten Körnern, sondern durch Umlagerung des wabigen Protoplasmas, welches zwischen den auseinanderweichenden Centrosomen zu Alveolenzügen ausgezogen wird. Vor der Spindelbildung verschwindet die concentrische Schichtung des Centroplasmas vollständig, dagegen bleiben die Körner während der ganzen Zelltheilung erhalten, um sich im Laufe der Anaphasen im Zellleib zu gruppiren und während der Telophasen wieder um die Centralkörper zu gruppiren. Also ist auch in solchen Fällen, wo während der Zellruhe ein Centroplasma oder Sphäre existirt, ihr Bestehen kein continuirliches.

Aus dem hier Mitgetheilten darf, glaube ich, der Schluss gezogen werden, dass das Centroplasma kein dauerndes unerlässliches Zellorgan ist, dass aber in vielen Fällen um das Centrosom während der Zellruhe und wenn es an den Spindelpolen gelegen ist, eine Schicht von besonders structurirtem Protoplasma vorhanden sein kann, welches man der Bequemlichkeit halber mit einem besonderen Namen bezeichnen mag. Ich betone ganz besonders, dass nur die Structur, nicht aber die Substanz (von Einlagerungen abgesehen) eine specifische ist, und dass die gesammte Astrosphäre inclusive ihrem centralen Theile, der Sphäre, sowie auch die Spindel selbst, aus der Umlagerung der Alveolen des Protoplasmas hervorgehen, welche zeitweise eine besondere Anordnung zu concentrischen Schichten oder radienartigen Zügen zeigt. Auch Kostanecki (82b) ist vor Kurzem zu demselben Schlusse gelangt und stimmt meinen diesbezüglichen Ausführungen (abgesehen von der Auffassung der Protoplasmastructur) zu.

Centrosom.

Wir haben gesehen, dass im Mittelstück des Spermatozoons ein rundliches, stärker lichtbrechendes, mit gewissen Farbstoffen lebhaft sich tingirendes Körperchen befindet, welches man als Centrosom oder Centralkörper bezeichnet. Das Centrosom wird, wenn das Spermatozoon auf dem Wege nach dem Mittelpunkt des Eies oder dort angelangt zerfällt und sein Protoplasma verschwindet, frei, d. h. liegt unmittelbar im gewöhnlichen wabig gebauten Protoplasma des Eies, ohne von besonders structurirtem Protoplasma oder von einer besonderen Substanz umgeben zu sein. Die kugelige Anhäufung von Körnchen, in welcher das Centrosom eine Zeit lang liegen bleibt, ehe es ganz frei wird, ist nichts weiter als das körnige Protoplasma, welches den Kern des Spermatozoons umgab und jetzt nach und nach resorbirt wird und bald vollständig verschwindet. Der Centralkörper wird allmählich kleiner, dann theilt er sich, indem die Tochtercentrosomen, welche anfangs sehr klein sind, zunächst durch einen langen dünnen Faden verbunden bleiben, welcher aus derselben Substanz wie die Centrosomen selbst zu bestehen scheint, darauf verschwindet der Faden, die Centrosomen vergrössern sich bedeutend, lassen das sie umgebende wabige Protoplasma sich radienartig anordnen, indem die einzelnen Alveolen zu Längsreihen sich aufstellen, während dieselben schon viel früher eine concentrische Lagerung um die Centralkörper zeigen. Bald treten die Strahlen, welche von den beiden Centrosomen ausgehen, zwischen denselben in continuirliche Verbindung, man sieht ein System von spindelförmig angeordneten und deutlich gebogenen Alveolenreihen direkt von einem Centralkörper zum andern ziehen, es ist eine extranucleäre sogenannte Centralspindel gebildet worden. Bis zum Stadium der fertigen Aequatorialplatte wachsen die Centrosomen an, worauf sie sich beim Auseinanderweichen der Tochterplatten oder der Reconstruction der Tochterkerne wieder theilen. Die Theilung der Tochterkerne wird wiederum durch die Bildung einer extranucleären Centralspindel eingeleitet und dieselben Erscheinungen wiederholen sich bei jeder neuen Zell- und Kerntheilung in der gleichen Weise.

Während mit gewissen Färbungsmethoden die Centrosomen auf Schnitten als compacte durch und durch homogen gefärbte

rundliche Körper erscheinen, zeigen dieselben auf Totopräparaten, welche nach der für das Ascarisei von van Beneden eingeführten Technik fixirt und gefärbt sowie auf Schnitten, die stark entfärbt oder schwächer gefärbt wurden, eine besondere feine Structur. Schon van Beneden hat hervorgehoben, dass die Centralkörper von Ascaris als ein Körnchenhaufen erscheinen. Eine eingehende Untersuchung des Centrosoms an ganzen Eiern bei sehr guter Beleuchtung und starken Systemen, wobei Glycerinpräparate benutzt wurden, zeigte, dass die einzelnen Körner untereinander durch feine Brücken verbunden sind, mit anderen Worten, dass wir es auch hier mit derselben Structur zu thun haben, welche auch das Protoplasma aufweist und welche ich mit Bütschli als eine schaumig-wabige auffasse. Dasselbe lässt sich an feinen Schnitten, welche mit Kernschwarz oder angesäuertem Delafield'schen Hämatoxylin gefärbt worden waren, nachweisen. Die van Beneden'schen Körner entsprechen alsdann den verdickten Alveolenknoten, die Verbindungen den Alveolenkanten. Auf gewissen Stadien der Entwicklung zeigen die Centralkörper eine weitere Eigenthümlichkeit; im Centrum befindet sich eine einzige, etwas grössere rundliche Alveole, um welche herum die übrigen radiär angeordnet sind. Die centrale färbt sich mit E.-A.-H. am stärksten, während die peripheren weniger stärk gefärbt sind und bei Doppelfärbung mit E.-A.-H. und Pikrinsäurefuchsin einen intensiv rothen Ton zeigen. Die centrale Alveole entspricht offenbar dem Centralkorne Boveri's, die peripheren Alveolen der Centrosomenhülle, welche Häcker (58) bei Sida crystallina um das centrale Bläschen beschreibt. Ganz ähnlich dürfte sich nach Watase (126) das Centrosom an den Polen der Eispindel von Unio complanata verhalten (es ist leider nicht angegeben, ob die betreffende Spindel der ersten Richtungsspindel oder der ersten Furchungsspindel entspricht) ebenso die erste Richtungsspindel? des Eies von Thysanozoon nach van der Stricht (121). In beiden Fällen ist ein centraler Kern resp. Bläschen zu unterscheiden und um dasselbe herum eine Hülle, welche nachweislich zum Centralkörper gehört und nicht einer Medullarzone entspricht. Eine ganz ähnliche Zusammensetzung des Centrosoms aus mehreren Bläschen oder Alveolen hatte bereits Bütschli (31) für das Echinodermenei

angegeben. Dasselbe zeigt ein Photogramm (N. VI) in Wilson's Arbeit. Auch Lenhossék hat dieselben Verhältnisse im Centralkörper der Zellen des Spinalganglion des Frosches gefunden (84), d. h. eine Zusammensetzung aus Körnern, welche miteinander durch schwächer gefärbte Brücken verbunden waren.

Ich kann Bütschli's Angaben für sein Objekt bestätigen und glaube, dass sie eine ganz allgemeine Anwendung auf solche Centralkörper finden werden, deren Grösse die Ermittlung ihres feineren Baues gestattet, auch scheinen sie mir ein gewisses Licht auf Heidenhain's Auffassung der Centralkörper zu werfen. Bekanntlich hat Heidenhain bei den Leukocyten, welche er vorzugsweise untersucht hat, behauptet, dass stets eine grössere Anzahl von Centrosomen zusammen eine Gruppe bilden, welche er als Microcentrum bezeichnet, wobei die einzelnen Körner oder Centrosomen miteinander durch Brücken verbunden sind, die „primäre Centrodesmose" genannt werden. Boveri hat gegen diese neue Auffassung protestirt und hervorgehoben, dass das Heidenhain'sche Microcentrum oder die Centralkörnergruppe dem entspricht, was bisher Centralkörper oder Centrosom genannt wurde. Er bringt gegen den Heidenhain'schen Begriff eines Centrosomas folgende Argumente vor, welche ich kurz besprechen möchte. Zunächst macht er mit Recht geltend, dass die Eisenhämatoxylinfärbung keine specifische Färbung für die Centralkörper ist. Nach meinen eigenen Erfahrungen muss ich hierin Boveri vollständig beipflichten, denn es gibt in der Zelle noch viele andere Dinge, welche sich ebenso intensiv auf diese Weise färben lassen. Weiter macht Boveri darauf aufmerksam, dass das Centrosom vor der Theilung immer in Einzahl an je einem Spindelpole sich befindet und schliesst, dass die einzelnen Körnchen, welche nach Heidenhain das Microcentrum zusammensetzen, der Ausdruck einer feineren Structur des Centrosoms sind. Er schlägt, falls man für die Körner einen besondern Namen haben wolle, den Ausdruck Centriolen vor und betont, dass der Centralkörper keineswegs „morphologisch nicht mehr zusammengesetzt" zu sein braucht. Bis dahin bestätigen meine eigenen Erfahrungen Boveri's Kritik in allen Punkten, ja ich kann auf Grund eigener Beobachtungen an dem Centralkörper der Leukocyten von Salamandra behaupten, dass dieselben ebenfalls eine Zusammensetzung aus mehreren Bläschen oder Alveolen zeigen

und daher in ihrem Bau mit dem des Centrosomas von Ascaris im Allgemeinen übereinstimmen. Wenn aber Boveri seine Beschreibung der Centrosomen des Echinodermeneies gegen Heidenhain ins Feld führt, so muss ich bemerken, dass die von ihm als Centralkörper aufgefassten Gebilde keineswegs solchen entsprechen, sondern dem, was frühere Beobachter den hellen Hof nannten, in den letzten Jahren im Anschluss an van Beneden Attractionssphäre oder Sphäre genannt wird. Ich habe bereits erwähnt, wie Bütschli die eigentlichen Centralkörper bei den Seeigeleiern beschrieben hat und habe mich seiner Auffassung angeschlossen, ausserdem haben Kostanecki, Field (49), Hill (74), Reinke (107) und vom Rath die eigentlichen Centrosomen im Centrum der Astrosphäre und ihres centralen Theils der Sphäre gesehen. Die drei ersterwähnten Autoren haben überdies die Centrosomen abgebildet, und wenn auch ihre Figuren bei zu schwacher Vergrösserung gezeichnet sind, um den feinen Bau des Centralkörpers erkennen zu lassen, so genügen sie doch vollständig um zu zeigen, dass die „grosse blasse Kugel" Boveri's, in der durchaus nicht constant ein schwarzes Gerüstwerk von verschiedener Anordnung und Dichtigkeit nachweisbar ist, kein Centrosom ist. Auch Wilson, welcher in seiner ersten Arbeit die eigentlichen Centrosomen nicht gesehen hatte (128), trug kein Bedenken, die grossen Kugeln mit den Archoplasmakugeln Boveri's, resp. mit Sphären zu identificiren. In seiner zweiten Arbeit hat Wilson die wirklichen Centralkörper auf gewissen Stadien der Spindelentwicklung gesehen und photographisch reproducirt. Dieser Umstand und ein eingehenderes Studium der Zelltheilung haben ihn bewogen, gegen Boveri's Archoplasmatheorie Stellung zu nehmen. Es war mir lange Zeit unerklärlich, wie Boveri die grossen Kugeln an den Polen der Spindel als Centrosomen auffassen konnte, zumal er das eigentliche Centrosoma „als ein winzig kleines intensiv schwarzes Körnchen in einigem Abstand von dem Chromatinkegel als Centrum der Strahlenfigur" bei dem eindringenden Spermatozoon in ziemlicher Uebereinstimmung mit den anderen Beobachtern beschrieben hatte. Prof. Boveri hatte die Freundlichkeit, mir ein Photogramm der Furchungsspindel des Echinodermeneies zuzusenden, welche an den Polen je eine wabige dunkelgefärbte Kugel erkennen lässt, die von einem sehr schmalen helleren Hofe

umgeben ist, von welchem die Strahlen der Astrosphäre entspringen. Er deutet die dunkle Kugel als Centrosom. Ich muss gestehen, dass ich auf meinen eigenen Photogrammen desselben Objektes und an den zahlreichen Präparaten, welche ich durchmustert habe, niemals etwas derartiges sehen konnte; diese und auch Wilson's Photogramme zeigen nie einen helleren Hof um den mittleren Theil der Astrosphäre. Die Abbildungen v. Kostanecki's, Hill's und Field's kommen für vorliegende Frage nicht in Betracht, da sie zu schematisch gehalten sind, um über feinere Structuren Aufschluss zu geben. Ehe ich versuche, eine Erklärung für das Zustandekommen des hellen Hofes um den centralen Theil der Astrosphäre auf dem Boveri'schen Präparat zu geben, möchte ich noch folgendes Bedenken geltend machen. Boveri gibt selbst zu, dass er die Abkömmlinge des Spermatocentrosoma von dem Stadium an, wo sie auseinandergerückt waren, nicht mehr nachweisen konnte; wenn sie nun eine Stunde nach der Besamung, als die Strahlung wieder mächtig zu werden beginnt, die enorme Grösse erreichen, welche er ihnen zuschreibt, so müssen die Centralkörper allmählich dazu angewachsen sein und, so rasch auch das Wachsthum erfolgt, müssten sie doch auf ihrer Wanderung nach den Kernpolen schon vorher sichtbar werden. Wenn Boveri, um seiner Darstellung mehr Wahrscheinlichkeit zu geben, sich auf die Grössendifferenzen in den verschiedenen Stadien der Centrosomenentwicklung bei Ascaris beruft, so will ich gerne zugeben, dass der Radius des Centralkörpers von der Theilung des Centrosoms, ab bis zum Maximum, etwa um das 5—6fache wächst, aber die Zunahme ist niemals eine so enorme, wie sie beim Echinodermenei angenommen werden müsste, wenn das getheilte Spermacentrosom auf die Grösse der erwähnten Kugeln am Spindelpole wachsen müsste. Thatsächlich sind aber die Centrosomen der Echinodermen von dem Eindringen des Spermatozoons ab bis zur Zweitheilung des Eies continuirlich in letzter Zeit beobachtet worden und die Grössenzunahme während der in Frage kommenden Periode ist keine sehr beträchtliche. Ich möchte hierzu noch bemerken, dass Centrosomen des Echinodermeneies bereits 1879 von Fol auf gewissen Stadien beobachtet und abgebildet wurden, so dass Boveri selbst (15) das Vorhandensein solcher kleinen Körperchen im Centrum der Astrosphäre für wahrscheinlich hielt. Aehnliches, wie bereits

Fol, scheint letzthin auch Reinke gesehen zu haben. Kehren wir nun zu dem Photogramm des Boveri'schen Präparates zurück, so können für das Vorhandensein des schmalen helleren Hofes um den centralen Theil der Astrosphäre verschiedene Erklärungen gegeben werden. Zunächst erscheint es mir sehr fraglich, ob diese Bildung auf Boveri's Präparaten des gleichen Stadiums überall vorhanden sind, da von mir und anderen nichts derartiges beobachtet wurde, man könnte daher auf die Vermuthung kommen, dass an dem betreffenden Ei eine Schrumpfung eingetreten wäre, sodass der peripherste Theil der Astrosphäre mit den eigentlichen Polstrahlen von dem centralen Theil getrennt erscheint. Eine derartige Schrumpfung könnte leicht eintreten, da der centrale Theil der Astrosphäre häufig eine Zusammensetzung aus ineinander geschachtelten Kugelschalen von Alveolenlagen zeigt und die Dichtigkeit der einzelnen Schichten eine verschiedene sein kann. Eine weitere Möglichkeit wäre die, dass beim Photographiren nicht ganz scharf auf das Centrum der Astrosphäre eingestellt worden ist. Gewöhnlich ist das Centrum der Astrosphäre intensiver gefärbt als die Peripherie, sodass bei nicht ganz scharfer und zu tiefer Einstellung um den dunkleren Centraltheil ein Hof als optische Erscheinung auftreten kann. Endlich muss ich darauf aufmerksam machen, dass bei der Extraction des E.-A.-H. verschieden dichte Schichten verschieden lang den Farbstoff festhalten. Ich erinnere an die ausserordentliche Variabilität in der Färbung des Centroplasmas, oder der sogenannten Sphären auf den Wilson'schen Mikrophotogrammen. Aehnliche Erfahrungen hat auch Boveri gemacht, wie ganz deutlich aus seiner Beschreibung der vermeintlichen Centrosomen des Seeigeleies hervorgeht.

Im Allgemeinen besitzen die Centralkörper eine rundliche Form, welche mehr oder weniger einer Kugel entspricht, jedoch gibt es auch Abweichungen von dieser typischen Gestalt. Zunächst haben wir gesehen, dass die Centralkörper der Richtungsspindeln bei Ascaris nicht unerheblich von der Kugelgestalt abweichen. Betrachtet man mit Boveri die Tonnenform der Richtungsspindel für Ascarisei als die normale, so ist es sehr wahrscheinlich, dass die Centrosomen, welche auf optischen und wirklichen Längsschnitten durch die Richtungsspindel stäbchenförmig erscheinen, eine Abplattung erfahren haben. Polare An-

sichten lehren, dass die Centrosomen die Gestalt eines runden Scheibchens besitzen. Die Scheibchen stehen senkrecht zu der Spindelaxe. Weiterhin ist es sehr wahrscheinlich, dass bei den mehrpoligen Spindeln das Centrosom in mehrere Stücke zerfallen ist, sodass bei dreipoligen Spindeln (figure ypsiliforme) nur das eine, bei vierpoligen beide Centrosomen in zwei Stücke getrennt wurden. Dass auch bei den Richtungsspindeln von Ascaris wie bei den weiteren Spindeln typische kuglige Centrosomen vorkommen können, lehren solche Fälle, wo die Spindeln die gewöhnliche zugespitzte Form besitzen, ferner die Experimente von Sala (111) an solchen Eiern, welche der Kälte ausgesetzt worden waren.

Das Vorkommen von platten und stabförmigen Centrosomen bei den Richtungsspindeln von Ascaris steht durchaus nicht unvermittelt da. Schon Fol (52) hat bei den Furchungsspindeln der Echinodermeneier abgeplattete stäbchen-, platten-, näpfchen- und nierenförmige Centrosomen beobachtet, was Reinke (107) neuerdings bestätigt hat[1]). Ich selbst habe ganz die nämlichen Bilder in den Blastomeren der Seeigeleier gesehen. Aehnliches hat Mark (87) für das Limaxei abgebildet, doch scheint mir hier in manchen Fällen die Unregelmässigkeit in der Gestalt der Centrosomen auf Schrumpfung zurückgeführt werden zu können. Ferner hat Henneguy in den Furchungszellen des Forelleneies abgeplattete Centrosomen beschrieben. Ferner sei an die stäbchenförmigen von K. W. Zimmermann (135) in den Pigmentzellen der Teleostier geschilderten Centrosomen erinnert. Es ist auch sehr wahrscheinlich, dass scheiben- oder plattenförmige Centralkörper an den tonnenförmigen Spindeln mancher pflanzlichen Zellen vorkommen dürften. Endlich muss ich noch anführen, dass ich an der ersten Richtungsspindel des Tardigradeneies die Umwandlung eines typischen kugeligen Centrosoms in die

1) Ich glaube aus den Abbildungen Fol's entnehmen zu können, dass er einen Theil der Umgebung des Centralkörpers, d. h. die sogenannte Markzone, welche mit dem Centrosoma ihre Gestalt verändert, dazu gerechnet hat, denn auf meinen Präparaten war der eigentliche Centralkörper, welcher die erwähnten Gestaltsveränderungen zeigte viel kleiner. Die Angaben Reinke's entziehen sich vorderhand einer genaueren Beurtheilung, da seiner Mittheilung keine Figuren beigegeben sind.

Scheibenform beobachten konnte. Bei Macrobiotus macronyx sieht man, wie die sehr ansehnliche Richtungsspindel des noch in der schlauchförmigen Gonade befindlichen Eies kurz vor der Ablage fast ganz durchsetzt und zwar ist die Spindel in der Längsaxe des Eies eingestellt und zeigt an jedem Pol ein typisches kugeliges Centrosom. Bei der Ablage erfolgt eine Verkürzung der Spindel in der Weise, dass sie sich etwa auf $^1/_8$ ihrer ursprünglichen Länge zusammenzieht, an einem Eipole nahe an der Oberfläche zu liegen kommt und eine garbenförmige Gestalt zeigt (d. h. etwa die Gestalt einer Sanduhr mit etwas concaven Seiten). An den abgeplatteten Enden der Garbe findet man dann die Centrosomen in Gestalt von je einem runden Scheibchen, welche senkrecht auf der Längsaxe der umgewandelten Spindel liegen. Die Centrosomen, welche im Uterusei vollkommen kugelig waren, haben also mit der Spindel ihre Gestalt verändert.

Vor Kurzem haben Kostanecki und Siedlecki abgeplattete, scheibenförmige Centralkörper an den Polen der Furchungsspindeln von Ascaris megalocephala beschrieben, und ich kann ihre diesbezüglichen Beobachtungen mit einigen Beschränkungen bestätigen, wenn ich auch die Thatsache ganz anders beurtheile. Zunächst sehe ich diese Abplattung manchmal auf früheren Stadien als diejenigen, für welche K. die Abplattung beschreibt, nämlich beim Auseinanderweichen der Tochterchromosomen, so z. B. schon auf dem Stadium der ungetheilten Aequatorialplatte. Zweitens tritt die Abplattung manchmal an einem Spindelpole ein, am anderen nicht, und dementsprechend finde ich zuweilen an einem Pole der Spindel ein doppeltes Centrosom, am anderen ein einziges. Ferner sind auf dem Zweizellenstadium, bei annähernd der gleichen Ausbildung der zwei Spindeln, die Centralkörper der einen abgeplattet, die der anderen nicht. Ich deute die Abplattung als die Vorbereitung zu einer Theilung des Centrosoms, welche Theilung gewöhnlich bis zur später sich ereignenden Theilung des Tochterkernes ausbleibt, wobei das Centroplasma mit dem Centrosom seine Gestalt entsprechend verändert, um nachher, wenn das Centrosoma wieder rund wird, sich abzurunden und gleichzeitig mit dem Centralkörper an Grösse abzunehmen. Aehnliche Verhältnisse habe ich im Leben an der einen Furchungszelle des Zweizellenstadiums des Eies einer

Rhabditisart beobachtet, wie ich an anderer Stelle mitzutheilen gedenke.

Den letzten Ausführungen Kostanecki's (82a u. b) entgegen muss ich meine Angaben über den feineren Bau der Centrosomen des Echinodermen- und Ascariseies vollständig aufrecht halten. Auf Unterschiede in der Conservirung und Färbungsmethode lassen sich die Widersprüche zwischen Kostanecki und mir nicht zurückführen, denn ich habe bei der Fixirung meistens dieselben Gemische wie K. benutzt und bei der E.-A.-H.-Färbung stets mit Säurefuchsin vor- und nachgefärbt, um eine Protoplasmafärbung zu erzielen. Wenn ich einerseits gern zugeben will, dass die verschiedenen Fixirungsmittel Verschiedenheiten in der Conservirung bedingen können, so ist meine Beurtheilung der Färbungsmittel eine ganz andere als Kostanecki's. Die Eisenalaunhämatoxylin-Methode mit vorausgeschickter Bordeauxfärbung halte ich nicht für die allein Centrosomen darstellende Färbungsmethode, und ebensowenig für eine specifische Centrosomenfärbung, als ich beispielsweise das von Carnoy gepriesene Methylgrün für eine specifische Kern- resp. Chromatinfärbung erachte. Weiter kann ich nur finden, dass das E.-A.-H. gewisse Dinge, wie die Chromo- und Centrosomenaxe intensiver färbt, nicht aber distincter als manche andere Farben. Im Gegensatz zu K. sehe ich die Oberfläche der Centralkörper niemals ganz glatt und den Körper selbst niemals kugelrund und dasselbe sehe ich bei den verschiedensten Färbungsmethoden, ohne Färbung und an kleinen Nematodeneiern sogar im Leben. Den Einwand, dass man leicht Theile der vom Centralkörper ausgehenden Strahlen bei ungenügender Extraction des E.-A.-H. zum Centrosoma selbst hinzurechnen kann, muss ich, was meine Untersuchungen betrifft, zurückweisen, da ich den feineren Bau der Centralkörper hauptsächlich mit anderen Färbungsmethoden studirt habe und speciell die E.-A.-H.-Färbung für derartige Zwecke ungeeignet halte. Dagegen muss ich betonen, dass Kostanecki's Figuren bei zu schwacher Vergrösserung entworfen sind, um derartige feine Details, wie die Structur des Protoplasmas und des Centrosomas wiedergeben zu können. Speciell will ich hervorheben, dass gelungene Photographien weit mehr zeigen, als die meisten gewöhnlich sehr schematisch gehaltenen Abbildungen; so lässt sich z. B. an Wilson's Photographien die Netz- resp. Wabenstructur des

Echinodermeneies sehr gut erkennen und auf Photogr. (VI) auch die Zusammensetzung des Centrosomas aus drei Alveolen. Es kommt sehr wesentlich darauf an, recht feine Schnitte, höchstens 2 μ dick, herzustellen, und es empfiehlt sich ferner, dieselben dann in Wasser oder stark verdünntem Glycerin zu untersuchen, wenn man auch an dicken in Damar oder Canadabalsam eingeschlossenen Schnitten und sogar an Totopräparaten die Details schon beobachten kann, falls man nur genügendes Licht (ich benütze stets künstliches [Auerbrenner]) und sehr starke Vergrössegrösserung (Immersion Apochr. 2 mm und Oc. 8, 12, 18) verwendet.

Ganz ähnlich wie das Centrosoma des Echinodermeneies und des Ascariseies (nach Bütschli's und meinen Beobachtungen) soll sich nach Schaudinn (114) der Centralkörper der Heliozoen, welcher die Rolle eines Centrosomas spielt, bezüglich seines feineren Baues verhalten, ja es ist Schaudinn sogar am lebenden Objekte gelungen, diesen feineren Bau nachzuweisen.

Nachdem ich ganz kurz das Wenige auseinandergesetzt habe, was man bis jetzt von der Form und der feineren Structur des Centrosoms ermittelt hat, fragt es sich, ob wir darunter ein specifisches Gebilde zu verstehen haben. Bekanntlich ist die specifische Natur der Centrosomen von verschiedener Seite geleugnet worden, nämlich von Bürger (27), Watase (126), Mitrophanow (93), Eismond (40) und vor Kurzem von E. B. Wilson (129). Nach Watase sind die Centrosomen nichts weiter als gewöhnliche Zellgranula, welche in jedem Protoplasma vorkommen, er sucht nachzuweisen, dass alle Uebergänge von sehr kleinen Centralkörpern an, welche nicht grösser sind als gewöhnliche Granula, bis zu enorm grossen Centrosomen, wie er sie beim Unioei beobachtet hat, das sogenannte Zwischenkörperchen wird in derselben Weise erklärt. Nach einer anderen Auffassung sind die Centralkörper zufällige Einlagerungen verschiedenen Ursprungs, welche in den Sphären vorkommen oder fehlen können (Mitrophanow). Eismond (40) führt die Centrosomen auf besonders verdichtete Parthien des Zellleibes zurück und betrachtet diese Punkte im vollständigen Gegensatz zu der üblichen Anschauung, welche in den Centralkörpern Kraftcentren anerkennt, als die todten Punkte der in Theilung begriffenen Zelle. Wilson, welcher in seiner ersten Arbeit das

Vorhandensein von Centrosomen in dem sich furchenden Echinodermenei in Abrede stellt, fand sie in der zweiten auf gewissen Stadien der Theilung, er nennt sie mit Boveri Centriolen und fragt sich, ob diese Centriolen den morphologischen Werth eines Centrosoms besitzt, d. h. eines permanenten Zellorgans, welches sich durch Theilung fortpflanzt und die dynamischen Centren für die Zelltheilung liefert. Auf Grund seiner Beobachtungen verneint Wilson diese Frage und schliesst, dass die Centriole endogen in der centralen Masse (Centroplasma) gebildet wird, dass ihr keine morphologische Bedeutung zukommt, weil sie nur die Aeusserung einer secundären Differencirung des Centroplasmas ist, veranlasst durch unbekannte chemische und physikalische Kräfte, welche in diesem Punkte centriren. Er beruft sich dabei auf die Arbeit von Vejdowski über die Entwicklung von Rhynchelmis, wo die Verhältnisse ganz analog beschrieben werden, mit dem Unterschied, dass bei Rhynchelmis die Centriole (Enkelperiplast) vor der Spaltung des Asters entsteht und dieselbe einleitet, während bei Toxopneustes die Centriole erst nach der Astertheilung auftritt. In beiden Fällen besitze der Centralkörper keine dauernde individuelle Existenz, sondern werde de novo aus der Substanz des Centroplasmas gebildet.

Ich habe die Centrosomenfrage bei dem Echinodermenei schon genügend erörtert, um nicht wieder darauf zurückkommen zu müssen, glaube aber, was das Rhynchelmisei anbelangt, dass Vejdowsky die eigentlichen Centrosomen nur auf gewissen Stadien gesehen hat und dass seine Periplaste im Allgemeinen dem entsprechen dürften, was ich als Centroplasma bezeichnet habe.

Gegen Watase wäre zu bemerken, dass das Centrosom sich in manchen Punkten von gewöhnlichen Granulis unterscheidet durch seine Structur, sein färberisches Verhalten, die Rolle, welche es bei der Spindelbildung und der Zelltheilung spielt, seinen Lagerungsverhältnissen zum ruhenden Kern, zur Spindel, endlich durch die Art und Weise, wie es sich durch Theilung fortpflanzt. Die Ansicht von Eismond wird dadurch widerlegt, dass Centralkörper in völlig ruhenden Zellen nachgewiesen worden sind und dass es sogenannte nackte Centrosomen giebt, d. h. solche die unmittelbar in gewöhnlichem, nicht strahlig oder zu concentrischen Kugelschalen differenziertem Protoplasma liegen,

ausserdem sind Centralkörper in den Blastomeren der Amphibien von Braus (24) nachgewiesen worden. Zu Denjenigen, welche die spezifische Natur der Centrosomen leugnen, ist von Prenant (99) (65) Henneguy, Wilson (129) und anderen auch Bütschli gestellt worden und zwar auf Grund seiner Versuche über die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur, bei welchen er Luftblasen in der Gelatine, die durch Zusammenziehung das Auftreten von Spindelfiguren veranlassen, eine ähnliche, jedoch nicht ganz dieselbe Rolle wie Centrosomen in der Zelle spielen lässt. Bütschli hat bei seinen Auseinandersetzungen die spezifische Natur der Centrosomen nirgends geleugnet; dass gerade er die entgegengesetzte Ansicht vertritt, geht deutlich aus dem Vergleich hervor, welchen er zuerst zwischen dem Centrosom und dem Micronucleus der Infusorien gezogen hat, jedoch ebenso bestimmt auch aus dem, was er von den Centrosomen in der Mittheilung über die künstliche karyokinetische Figur sagt.

Eine vermittelnde Stellung zwischen solchen, welche die spezifische Natur der Centrosomen leugnen und denen, welche sie mit van Beneden und Boveri als permanente spezifische Organe der Zelle auffassen, nimmt unter anderen Prenant (99) ein, der zwar bei sich theilenden Zellen oder solchen, die sich noch theilen werden, das Vorhandensein von Centrosomen als besondere Gebilde zugiebt, es aber für andere Zellen, die sich nicht mehr theilen werden, leugnet, und das Centrosom aus einem Ueberschuss von Chromatin, das im Protoplasma vertheilt sei, sich allmählich herausbilden lässt. Eine ähnliche Anschauung vertritt R. Hertwig in seiner Ausführung über die mehr oder weniger vollkommenen Kerntheilungserscheinungen am reifen, aber nicht befruchteten Echinodermenei, er deutet den Centralkörper „als ein Derivat des Kerns, nämlich als die achromatische Kernsubstanz, welche ganz oder zum Theil vom Chromatin sich losgelöst hat und so gewissermassen zu einem chromatinfreien zweiten Kern geworden ist. Auf R. Hertwig's Ansicht gedenke ich bei der Besprechung der Befruchtungsvorgänge wieder zurückzukommen. Gegen Prenant liesse sich anführen, 1. dass Centrosomen in solchen Zellen vorkommen, die aller Wahrscheinlichkeit nach sich nicht mehr theilen, wie bei den Pigmentzellen der Fische [Solger, Zimmermann (135)], Knorpelzellen [Meves (91)] Ganglienzellen [Lenhossék (84), Deh-

ler (37), Lewis (85)], rothen und weissen Blutkörperchen von ausgewachsenen Thieren; 2. das Vorkommen von Centrosomen in solchen Zellen, die sich amitotisch theilen, wie Drüsenzellen [vom Rath (104)], welche wahrscheinlich in Degeneration begriffen sind und über kurz oder lang zu Grunde gehen werden.

Es erübrigt also noch die Auffassung zu besprechen, nach welcher die Centralkörper spezifische und dauernde Zellorgane sind. Diese Theorie ist, nachdem die Centralkörper als Spindelpolkörperchen von van Beneden bei den Dicyemiden (4) entdeckt worden waren, ziemlich gleichzeitig von ihm und Boveri aufgestellt worden und wurde in ausgiebiger Weise durch die Beobachtungen derjenigen gestützt, welche Centrosomen in den ruhenden Zellen nachzuweisen vermochten. Verschiedene Einwände, welche gegen diese Theorie erhoben worden sind, wurden bereits kritisirt, doch genügt, glaube ich, die Thatsache, dass das Centrosom bei einigen Objekten im Leben beobachtet und während der Kern- und Zelltheilung verfolgt werden kann, um zu beweisen, dass man es nicht mit einem Kunstproducte zu thun hat. Bütschli hat das Centrosom bei einer Diatomea im Leben am ruhenden und sich theilenden Kerne nachgewiesen, und Lauterborn (83) hat den Verlauf der Theilungsvorgänge in einem vorläufigen Berichte beschrieben. Vor Kurzem endlich hat Schaudinn (114) bei Heliozoen im Leben und an Präparaten beobachtet, wie der Centralkörper im Kern entsteht, aus demselben herausrückt und bei der inderekten Theilung ganz wie das Centrosom der Metazoen sich verhält.

Als wichtige Thatsache verdient hervorgehoben zu werden, dass das Centrosom während der absolute Kern- und Zellruhe hier ein nacktes ist, d. h. weder von einer Strahlung noch von einem besonders structurirten Protoplasma oder Centroplasma umgeben ist. Ferner ist auch für andere Fälle beachtenswerth, dass es zuweilen gar keiner und gewöhnlich keiner besonderen auf die Darstellung der Centrosomen hinzielenden Färbung bedarf, um dieselben bei günstigen Objekten zu veranschaulichen. Es fragt sich aber, wie man ein sogenanntes nacktes Centrosoma als Centralkörper von anderen körnigen Einschlüssen der Zelle oder des Kernes zu unterscheiden vermag, hat man doch in vielen Fällen das Centrosom mit gewöhnlichen Zellgranulis, mit Chromatinbrocken und endlich mit Nucleolen identificirt. Oefters lässt

sich nun der in Ein- oder Mehrzahl vorhandene Nucleolus im Kern nachweisen, während das Centrosom ausserhalb des Kernes im Protoplasma liegt, und im einzigen bis jetzt begründeten Beispiel für die Einlagerung des Centrosoms im Kern [Hodenzelle von Ascaris meg. univ. nach Brauer (21)] wurde ein Nucleolus neben dem Centrosoma im Kern beobachtet, so dass das Centrosom mit dem Nucleolus nicht identisch ist[1]). Dagegen muss ich zugeben, dass die spezifische Natur eines nackten Centrosomas nur durch die continuirliche Beobachtung seiner Thätigkeit bei der Kern- und Zelltheilung mit Sicherheit begründet werden kann. In Zellen, deren Theilung nicht beobachtet werden kann, dürfte es unmöglich sein, die Existenz eines nackten Centralkörpers zu beweisen, während umgekehrt gerade die besondere Structur des umgebenden Protoplasmas: Archoplasma, Sphäre, Centroplasma, die Diagnose eines Centralkörpers in einer ruhenden Sphäre ermöglicht. Während Niessing (95) in seinen Ausführungen dies Vorhandensein eines Centroplasmas oder einer Strahlung zur Sicherstellung der Centralkörpernatur für unbedingt nöthig hält und über die Existenz von nackten Centrosomen nicht informirt ist oder dieselbe ignorirt, dürfte die letzthin von Boveri gegebene Definition für die bis jetzt bekannten Fälle ausreichen. Sie lautet: „in der entstehenden Zelle in Einzahl zukommendes distinctes dauerndes Zellorgan, das, durch Zweitheilung sich vermehrend, die dynamischen Centren für die nächst zu bildenden Zellen liefert.“ Diese Definition ist der Hauptsache nach auf die Rolle des Centralkörpers bei der Zelltheilung und der Art seiner Fortpflanzung aufgebaut, giebt aber keinen Aufschluss über seinen Bau und seine Herkunft.

Es ist schon wiederholt die Frage aufgeworfen worden, ob das Centrosom zum Protoplasma oder zum Kerne gehört. In weitaus den meisten Fällen wird der Centralkörper ausserhalb des Kernes im Cytoplasma gefunden. Berücksichtigt man ferner, dass die Behauptung, der Centralkörper entspräche einem Nucleolus, welcher aus dem Kern ausgestossen werde und dann die Rolle des Centrosoms bei der Theilung übernähme, den Thatsachen nicht entspricht, so bleibt einzig und allein das Beispiel der Hodenzellen von Ascaris megalocephale univalens nach Brauer

1) Vergleiche auch Schaudinn loc. cit.

übrig, was noch keineswegs genügen dürfte, um, wie Brauer es thut, die Zugehörigkeit des Centrosoms zum Kern zu behaupten. Angenommen, dass sich noch weitere Beispiele für die Einlagerung des Centrosoms im Kern finden würden, was ich meinerseits gar nicht für unwahrscheinlich halte, so wäre es sehr gut möglich[1]), dass der Centralkörper im Laufe der Theilung der Mutterzelle in den Kern der Tochterzellen hineingelangt wäre. Steht man auf dem Standpunkt, dass das Centrosom ein besonderes Zellorgan, ein Ding für sich und etwa mit einem zweiten Kerne zu vergleichen ist, so verliert das Problem, ob es zum Protoplasma oder zum Kern gehöre, sehr an Bedeutung, es ist nur noch eine Localitätsfrage, wie Boveri schon bemerkt hat.

Kommt der Centralkörper nun wirklich allen Zellen sowohl in der Ruhe als während der Theilung zu? Hier muss zunächst ein Unterschied zwischen den einzelligen und den vielzelligen Organismen gemacht werden. Fangen wir mit der Metazoenzelle an, so befestigen die Forschungen der letzten Jahre wirklich die Ansicht, dass dieselbe stets ein Centrosom besitzt. Der oder die Centralkörper sind bei der Theilung der verschiedensten Zellarten nachgewiesen worden, sogar in einigen Fällen von direkter Theilung. Auch in vielen ruhenden Zellen und in solchen, die sich voraussichtlich nicht mehr theilen, hat man Centrosomen aufgefunden. Wie lassen sich nun die zahlreichen Fälle deuten, in welchen es trotz alle Bemühungen noch nicht gelungen ist, Centralkörper zu entdecken? Hier kommen verschiedene Umstände in Betracht, welche die Untersuchung sehr erschweren. Die Centralkörper sind in der Regel recht kleine Gebilde, und es hält schwer, falls sie nicht auf das umgebende Plasma derart einwirken, dass besondere Structuren um sie herum entstehen, ein Centrosom von sonstigen Einschlüssen des Zellleibes oder des Kernes zu unterscheiden. Nichts desto weniger dürfen wir hoffen, dass die Fortschritte in der Technik und die Verbesserungen in den optischen Hülfsmitteln, sowie ein eingehendes Studium des Zell- und Kerngefüges uns über derartige Schwierig-

1) Ein solches Beispiel liefern gewisse Heliozoen nach Schaudinn (114), welcher am lebenden Objekt und an Präparaten festgestellt hat, dass der Centralkörper zuerst im Kern auftritt, dann aus demselben heraus in das Cytoplasma rückt.

keiten weghelfen werden. Ich glaube, dass wir augenblicklich in Bezug auf die Frage, ob jeder Metazoenzelle ein Centrosom zukommt, auf demselben Standpunkt stehen, auf dem die Morphologen vor Jahren in Bezug auf das Vorhandensein eines Kernes in jeder Zelle standen; heutzutage wird es wohl wenige Forscher geben, welche noch an der Existenz kernloser Organismen oder Moneren festhalten.

Was nun die einzelligen Organismen anbelangt, so führt die Frage, ob dieselben, wie auch die Metazoen ein Centrosoma besitzen, zum Problem der Phylogenie des Centralkörpers. Bis vor wenigen Jahren war bei Einzelligen nichts gefunden worden, was man als Centrosom hätte deuten können, jetzt aber liegen schon eine Anzahl Beobachtungen in den verschiedensten Gruppen vor, aus denen wir schliessen dürfen, dass bei einzelligen Thieren und Pflanzen Centralkörper vorkommen können. Zunächst haben R. Hertwig (71) und Brandt (20) in der Mitte des Binnenbläschens oder Kernes der Radiolarien häufig ein helles centrales Korn gefunden, das von einer Strahlensphäre umgeben ist, sich zur Zeit der Fortpflanzung an die Oberfläche des Binnenbläschens begiebt, die Strahlensphäre hinter sich herziehend. Schliesslich soll das Körperchen durch die Kernmembran in das umgebende Protoplasma austreten. Ishikawa (75, 76) beobachtete bei der Conjugation und der Theilung von Noctiluca Centrosomen, welche sich gerade so verhalten sollen, wie die entsprechenden Gebilde in der Metazoenzelle. Bütschli und Lauterborn fanden den Centralkörper der Diatomeen. Brauer (23) beschrieb ein Centrosom in den Polplatten des sich in der Cyste theilenden Actinosphaeriums. Schaudinn (114) hat letzthin bei den Heliozoen nachgewiesen, dass das sogenannte Centralhorn, wie Bütschli (30) vermuthet hatte, die Rolle eines Centrosoms spielt. Ausserdem haben Blochmann (10) und Keuten (79) bei Euglena viridis und Balbiani (3) bei Spirochona gemmipara im Kern einen Körper nachgewiesen, welcher in gewisser Hinsicht mit einem Nucleolus viel Aehnlichkeit hat, andererseits bei der Theilung eine Rolle spielt, die, wie sie glauben, zu der Ansicht berechtigt, ihn mit dem Centralkörper zu identificiren und als Nucleo-Centrosom zu bezeichnen. Was die Angaben von Rompel über die Centrosomen von Kentrochona Nebaliae anbelangt, so haben R. Hertwig (73), Balbiani (3) und ich (45) die Richtigkeit derselben

bezweifelt und wahrscheinlich gemacht, dass die muthmaasslichen Centrosomen Micronucleis entsprechen dürften. Eine vorläufige Mittheilung Doflein's (38) zeigt, wie berechtigt diese Zweifel waren.

Das Vorhandensein bei den Infusorien von zwei morphologisch und functionell so verschiedenen Kernen, wie der Macronucleus und der Micronucleus sind, die interessanten Beziehungen zwischen denselben, sowie ihr Verhalten bei der Theilung haben Bütschli (30) und später R. Hertwig (72) dazu veranlasst, den Micronucleus der Infusorien mit dem Centrosoma der Metazoenzelle zu vergleichen. R. Hertwig machte darauf aufmerksam, dass die von Platner bei den Pulmonaten entdeckten Nebenkernschleifen als Reste der chromatischen Schleifen des Centrosoms zu deuten wären, welches er als Kern mit rückgebildetem Chromatin auffasst. Während Bütschli und R. Hertwig auf manche Uebereinstimmungen zwischen Centrosom und Micronucleus hinweisen, versuchte M. Heidenhain (60) auf Grund von Literaturstudien, ohne genügende Berücksichtigung der über diese Frage von den beiden bereits erwähnten Forschern und Lauterborn (85) geäusserten Meinungen und offenbar auch ohne genügende Kenntnisse der Morphologie der Protozoen das Centrosom direkt von dem Micronucleus der Infusorien abzuleiten, indem er Centralspindel und Centrosomen dem Micronucleus, den Metazoenzellkern dem Macronucleus gleichsetzt. Boveri (19) hat mit Recht gegen Heidenhain hervorgehoben, dass man keinesfalls von den Infusorien, als einer in gewissen Richtungen sehr specialisirten Klasse von Protozoen, ausgehen dürfte, verwerthet aber unbedenklich die sehr mangelhafte Arbeit von Rompel (108) als Stütze für die Ansicht, dass auch bei Infusorien Centrosomen vorhanden wären. R. Hertwig (73) stimmt den Ausführungen Boveri's gegen Heidenhain bei, weist aber die Angaben Rompel's zurück und hält das Vorhandensein von Centralkörpern bei Protozoen für keineswegs erwiesen. Auf Grund der schon besprochenen Arbeiten, welche Centralkörper bei Protozoen beschreiben, von denen beiläufig bemerkt R. Hertwig nur die von Ishikawa berücksichtigt hat, muss das Vorkommen von Centrosomen bei Einzelligen doch zugegeben werden, wobei natürlich die Infusorien mit ihrem Macro- und Micronucleus eine besondere Stellung einnehmen. Gerade die Deutung des Centrosoms, als

eines in Grösse und Chromatingehalt stark reducirten Kernes, weist sicherlich darauf hin, dass seine phylogenetische Entstehung bei den Einzelligen zu suchen ist, wo die Kern- und Zelltheilungsmodi viel mannigfaltiger als bei den Metazoen und nur zum kleinsten Theile erforscht sein dürften. Bei Einzelligen wird sich vielleicht noch feststellen lassen, wie sich Kern und Centrosom aus einer gemeinschaftlichen Anlage differenzirt haben, sei es aus einem einzigen Kerne oder aus zwei gleichgearteten Kernen, welche sich in entgegengesetzter Richtung specialisirt haben, wie Schaudinn und Lauterborn annehmen [1]). Der Differenzirungsprocess würde einerseits zu der Bildung des Metazoenkernes und Centrosoms, anderseits in einer anderen Richtung zu dem Macro- und Micronucleus der Infusorien führen. So interessant auch derartige Speculationen sein dürften, so glaube ich doch, dass sie mehr oder weniger verfrüht sind und dass es rathsamer ist, die Vorgänge der Kern- und Zelltheilung bei einzelligen Thieren und Pflanzen weiter zu erforschen, da dieselben schon einiges Licht auf diese Frage geworfen haben. Vor allen Dingen müsste die Natur der Centralspindel bei den Diatomeen (Lauterborn), des Nucleo-Centrosoms der Euglenen (Blochmann und Keuten) und des Nebenkörpers der Paramoeba (Schaudinn) festgestellt werden, da diese Gebilde vorderhand keineswegs mit der Centralspindel und Centrosomen der Metazoen direkt verglichen werden zu können scheinen.

Eine ganz entgegengesetzte Hypothese über die Ableitung des Centrosomas wurde gleichzeitig von Julin (78) und Henneguy (64) aufgestellt, welche unabhängig von einander zu dem Resultat gelangten, dass das Chromatin des Metazoenkernes mit dem Micronucleus der Infusorien homolog ist, während die Nucleolen, das Centrosom und der sogenannte Dotterkern dem Macronucleus der Infusorien gleichzusetzen sind. Julin gelangte zu dieser Anschauung durch das Studium der Ovo- und Spermatogenese gewisser Tunicaten, wo seiner Ansicht nach das Centrosom aus dem Nucleolus entsteht, welcher als Nucleolus im Kern, als Cen-

1) Die Entstehung des Macro- und Micronucleus der Infusorien aus dem conjugirten Micronucleis der Paarlinge scheint eher für die Annahme zu sprechen, dass Centralkörper und Zellkern aus einem Kerne stammen.

trosom im Protoplasma liegt; doch scheint mir die Identität des Centrosoms mit dem Nucleolus aus schon früher besprochenen Gründen äusserst unwahrscheinlich. Henneguy dagegen ist offenbar durch die Balbiani'sche Theorie (2), welche in dem sogenannten Dotterkern das veränderte Centrosoma des Eikernes findet, beeinflusst worden; jedoch haben neuere Untersuchungen, namentlich von Mertens und Calkins (33), denen ich auf Grund eigenen Studiums des Dotterkernes im Regenwurmovar beipflichten möchte, gezeigt, dass, ähnlich wie man bei der Spermatogenese recht verschiedene Gebilde „Nebenkern" genannt hat (42), auch unter der Bezeichnung „Dotterkern" ganz heterogene Bildungen, welche wohl nur zum Theil oder in einigen Fällen dem Centralkörper und dem Centroplasma entsprechen dürften, zusammengefasst worden sind, sodass vorderhand der Julin-Henneguy-schen Hypothese ein fester Untergrund zu fehlen scheint.

Bedeutung der Spindel.

Die karyokinetische Spindel wird heutzutage fast allgemein als ein Apparat oder Zellorgan angesehen, welches den Zweck hat, die indirecte Kern- und Zelltheilung zu bewirken. van Beneden (7) war der erste, welcher das Auseinanderweichen der Tochterplatten nach den Polen auf die Contraction der an die Chromosomen sich ansetzenden Spindelfasern zurückführte. Derselbe Forscher glaubte Uebereinstimmungen in dem Bau der Spindelfasern mit Muskelfibrillen zu finden und fasste demgemäss ihre Wirkungsweise analog auf. Boveri (17) schloss sich dieser Anschauung im Allgemeinen an. Auch er lässt die fertige Spindel aus zwei mit der Basis aneinanderstossenden Kegeln bestehen, leugnet die Existenz durchgehender Fasern und glaubt, dass die Verbindungsfasern ganz anderer Natur seien als die Spindelfasern selbst. Jedoch führt er ein neues Moment in die Theilungsmechanik ein, indem er betont, dass es sich beim Auseinanderweichen der Tochterplatten gegen die Pole nicht allein um eine Bewegung der Tochterplatten, sondern um eine Auseinanderbewegung der Pole selbst handelt. Die Bewegung der Pole führt Boveri auf die Contraction der von van Beneden und Neyt (7) entdeckten „cones antipodes" zurück, die aus Fasern bestehen, welche an der Eimembran inseriren. Boveri geht in dem Vergleich zwischen seinen „Archoplasmafäden" und

Muskelfibrillen noch viel weiter als van Beneden, da er diese Gebilde als „muskuläre Fibrillen“ anspricht, auf welche alle die für Muskeln geltenden Gesetze Anwendung finden können.

Die Ausführungen van Beneden's und Boveri's haben fast allgemeinen Anklang gefunden und in letzter Zeit hat Strasburger (120), welcher früher nur durchgehende Fasern in der Spindel anerkennen wollte und die Chromosomen an diesen durchgehenden Fasern nach den Polen gleiten liess, sich der Contractions-Theorie angeschlossen.

Drüner (39) dagegen ist zu einer ganz anderen Anschauung über die Rolle der Centralspindel durch Beobachtungen über die Theilung der Spermatocyten des Salamanders gelangt. Er hebt zunächst hervor, dass die Spindel und Polstrahlung beim Ascarisei denselben Bildungen in den Hodenzellen des Salamanders nicht entsprechen. Bei Ascaris soll eine Centralspindel ganz fehlen und die Polstrahlen an der Eimembran inseriren, während bei seinem Objekte Polstrahlen nur ganz schwach entwickelt sind und entschieden nicht an der Zellmembran inseriren. Bei beiden Objekten würden die Chromosomen durch den Zug der Mantelfasern nach den Polen hin bewegt, aber diese Fasern verhielten sich insofern verschieden, als sie bei Ascaris an der ganzen Oberfläche der Schleifen, beim Salamander dagegen nur in der Nähe der Schleifenwinkel inseriren. Der Zug der Polfasern genügt nicht, um beim Salamander wie bei Ascaris die Fixation der Pole gegen den Zug der Mantelfasern und ihre Entfernung von einander zu bewirken, denn beim Salamander inseriren die Polfasern nicht an der Zellmembran, welche hier auch nicht fest ist, wie beim Ascarisei und daher auch nicht als Ansatzpunkt fungiren könnte. Ferner wird beim Salamander die Entfernung zwischen dem Eipole und dem Ansatzpunkte der Polfasern vom Knäuelstadium bis zum Stadium der Aequatorialplatte grösser. Drüner fasst die Centralspindel als einen festen und elastischen Stützapparat auf, welcher die Fähigkeit hat, durch polaren Druck hervorgerufene Biegungen nach Aufhören derselben auszugleichen, wobei der polare Druck von den Polstrahlen ausgeübt werden soll, ferner die Pole gegen den Zug der an den Chromosomen inserirenden Mantelfasern abzuspannen. Braus (24) ist in Bezug auf die Wirkung der Centralspindel, der Pol- und der Mantelfasern zu denselben Schlüssen wie Drüner gelangt, auch Reinke

(106) und Richard Hertwig (73) sehen jetzt in der Centralspindel einen Stützapparat.

Die eben auseinandergesetzten Ansichten haben das Gemeinsame, dass sie die Fasern, welche durch Zug resp. durch Druck wirken sollen, erst entstehen lassen, wenn die Zelle oder der Kern sich zur Theilung anschickt. Schon Rabl (101) lässt die Chromosomen des sich zur Theilung anschickenden Kernes mit dem am Polfeld gelegenen Centrosom durch feine Fasern in Verbindung stehen, obgleich er auf diesem Stadium weder den Centralkörper noch die Fasern thatsächlich beobachtet hat. M. Heidenhain hat zuerst die Theorie aufgestellt, dass schon von Anfang an alle die bei der Theilung wirksamen Fasern in der ruhenden Zelle vorhanden und in gesetzmässiger Weise centrirt sind. Er geht bei seinen Betrachtungen von dem Leukocyten aus, in welchem er das Prototyp der Metazoenzelle erblickt. Das Schema der ruhenden Zelle wäre nach Heidenhain folgendes: Die Zelle besitzt eine sphärische Gestalt und wird von einer elastischen Membran umgeben, an welcher sich zahlreiche elastische Fäden ansetzen, die, alle radiär und centripetal verlaufend im Centrum der Zelle am Microcentrum inseriren. Diese Fäden sind alle gleich lang und gleich stark gedehnt. Ursache der Dehnung ist der Turgor der Zelle, infolge dessen die Grenzschicht der Zelle (Membran) einen hohen Grad von Spannung erleidet. Das Microcentrum, welches in sich eine wechselnde Anzahl von Centralkörpern birgt, stellt ein festgefügtes Gebilde dar. Die Fäden zeigen eine Structur, welche derjenigen der Muskelfaser entspricht, d. h. sie bestehen aus einer grösseren Anzahl von Quergliedern, deren Zahl annähernd constant ist. Da alle Zellfäden einerseits an dem Centralkörper, anderseits an der Zellmembran inseriren, wobei sie stark gedehnt werden, so stehen die erwähnten Querglieder centripetalwärts immer enger und erzeugen auf diese Weise concentrische Kreise um das Microcentrum. Auf diese Weise kommt die van Beneden'sche Astrosphäre zu Stande, da erstens die Querscheiben, welche den Microsomen van Beneden's entsprechen, in jedem Faden in einfacher Reihe angeordnet sind, zweitens aber die entsprechenden Querscheiben aller Fäden denselben Abstand vom Microcentrum haben. Die Lücken zwischen den einzelnen Zellfäden oder „Cytomitomen" werden durch die „paramitomische Substanz" (=Zellsaft) ausgefüllt und

diese Lückenräume an der Zelloberfläche von einer dichteren Substanz (Grenzschicht der Zelle, Membran) abgeschlossen. Ausser den centrirten Fäden giebt Heidenhain auch die Existenz von nicht centrirten, regellos verlaufenden Fäden zu. Der Zellkern, welcher als ein bläschenartiges Gebilde aufgefasst wird, ist nun gewissermaassen in das System der centrirten elastischen Zellfäden eingeschoben, liegt also interfilar und es wird ganz besonders betont, dass gewöhnlich keine der Zellfäden an ihm inseriren. Ferner liegt der Kern immer excentrisch, da das wirkliche Centrum der Zelle vom Microcentrum eingenommen und der Kern durch den Druck der gespannten Zellfäden gezwungen wird, nach der Peripherie auszuweichen. Ist der Durchmesser des Kernes grösser als der Radius der Zelle, so liegt das Microcentrum annähernd im Centrum der Zelle in einer dellenförmigen Einbuchtung des Kernes, da es infolge der Spannung der Zellfäden die Kernoberfläche eindrückt; ist dagegen der Durchmesser des Kernes kleiner als der Radius der Zelle, so befindet sich das Microcentrum in der Nähe des Zellmittelpunktes und der Kernoberfläche, welche aber dann nicht eingebuchtet ist. Die Mittelpunkte der Zelle, des Microcentrums und des Kernes liegen stets auf einer gemeinsamen geraden Linie, welche die Zellachse darstellt und auf welcher die Mittelpunkte des Kernes und des Microcentrums sich verschieben können, je nach dem Verhältniss des Zellradius zum Kerndurchmesser. Die Centralkörper vermehren sich während der Zellruhe durch Knospung und sind miteinander verbunden (=primäre Centrodesmose). Aus dieserVerbindung geht zur Zeit der Theilung die sekundäre Centrodesmose (=Centralspindelanlage) durch Theilung des Microcentrums hervor, welche sich senkrecht zur Zellachse vollzieht. Mithin ist die Stellung der Spindel durch die Zellachse bestimmt. M. Heidenhain's Theorie, deren Grundsätze ich hier ganz kurz angedeutet habe, ist wohl die consequenteste und umffassendste von allen denen, welche sich auf das Vorhandensein contractiler Fasern stützen und die Ziegler (132) als Muskelfadentheorien bezeichnet hat. Heidenhain glaubt nun auf Grund seiner Theorie eine Erklärung der Zell- und Kerntheilung geben zu können, soweit wie der jetzige Stand unserer Kenntnisse von den betreffenden Verhältnissen es ermöglicht. Es würde zu weit führen hier alle Einwände aufzuzählen, welche von anderen Vertretern der Muskelfadentheorien gegen

Heidenhain erhoben worden sind, doch müssen einige der wichtigsten erwähnt werden. Zunächst ist hervorzuheben, dass alle Voraussetzungen auf dem Bau der ruhenden Zelle basiren und dass Heidenhain nur wenige oder keine Beobachtungen über sich theilende Zellen beibringt, speziell giebt er, wie Boveri bemerkt, keinen Aufschluss über den Ursprung derjenigen Fasern, welche die Chromosomen nach den Polen zu bewegen. Weiter sind fast alle seine Voraussetzungen Annahmen, für welche Beweise noch erbracht werden müssten, so z. B. hebt Drüner hervor, dass Heidenhain bei seinem Objekte nicht nachgewiesen hat, dass die Zellfäden dauernd und in gleichen Abständen an der Zellmembran inseriren. Wäre der Leukocyt wirklich das Prototyp der Metazoenzelle, so müsste man erwarten, dass für alle Zellen dieselben fundamentalen Gesetze gelten dürften. Dies ist aber keineswegs der Fall. Die meisten ruhenden Zellen, deren Gestalt man wenigstens theoretisch als kugelförmig annehmen kann, zeigen keine centrirten Zellfäden, und wo Strahlungen um das Centrosom vorhanden sind, diese fehlen bekanntlich bei sogenannten nackten Centrosomen, erreichen nur wenige, wenn überhaupt welche, die Oberfläche. Weiter spricht die Beobachtung lebender und sich theilender Zellen sehr gegen die Existenz eines centrirten Radiensystems, man denke an die amöboide Bewegung der Lymphocyten und vieler anderer Zellen, an die Strömungen, welche das Cytoplasma während der Zelltheilung fast beständig in Bewegung halten, wie die sich furchenden Nematodeneier zeigen. Auch die Beziehungen zwischen Zellmittelpunkt, Microcentrum und Kern sind durchaus keine constanten und entsprechen in vielen Fällen nicht dem von Heidenhain aufgestellten Gesetze. So zeigt beim Ascarisei das vom Spermatozoon eingeführte Centrosom zunächst keine bestimmte Lagerung zu den Pronucleis, hat es sich nach seiner Theilung senkrecht zur Ebene, welche die beiden Pronuclei verbindet, eingestellt, so befindet es sich zwischen den excentrisch gelegenen Pronucleis und der Zelloberfläche. Auch bei den Furchungszellen liegt das Centrosom zwischen Kern und Zelloberfläche. Weiter ist es verschiedentlich für die Hodenzellen des Salamanders betont worden, dass das oder die Centrosomen zuweilen keine Beziehungen zum Polfelde aufweisen. Die Centralspindel, welche übrigens nicht aus der sekundären Centrodesmose entsteht, kann öfters gänzlich fehlen.

Ich gebe zu, dass es theoretisch denkbar ist, die Zelltheilung durch die Heidenhain'sche Theorie zu erklären und an der Hand seiner Modelle zu demonstriren, doch lehrt die Erfahrung, dass man öfters auf Grund ganz falscher Voraussetzungen befriedigende Erklärungen für gewisse Thatsachen gegeben hat; ich erinnere z. B. an das Prinzip des horror vacui.

Hier muss noch erwähnt werden, dass in letzter Zeit die weiter oben auseinandergesetzte Heidenhain'sche Theorie der Zelltheilungsmechanik eine Modification erfahren hat, welche von Flemming (50) ausgegangen und jetzt von Kostanecki, welcher ganz auf dem Standpunkte der Filartheorie steht, angenommen worden ist. Während Heidenhain betont oder richtiger gesagt annimmt, dass sämmtliche Fasern an der Zellmembran inseriren, soll nach Flemming diese (schwer zu rechtfertigende) Annahme überflüssig sein und es würde genügen zu zeigen, dass die centrirten Fäden allmählich aus dem unregelmässig gelagerten Mitom der Zellperipherie sich heraus differenziren, welches die Insertion der Fäden an der Zelloberfläche ermittelt. Meiner Ansicht nach ist die Modifikation schon ein gewisses Zugeständniss für die Unhaltbarkeit der Heidenhain'schen Anschauungen und ferner spricht sie ganz entschieden gegen den rein fädigen Bau des Protoplasmas, denn soll das periphere nicht centrirte Mitom, dem centralen, centrirten, als Insertionsfläche dienen, so müssen die peripheren Fäden untereinander und mit der Zellmembran in Verbindung stehen, also muss ein netziger Bau des peripherischen Protoplasmas zugegeben werden. Ein noch so unregelmässig aufgewundener Faden kann nur dann einen Widerstand bieten, wenn er als ganzes festgehalten wird oder durch Knoten an etwas befestigt ist.

Aber auch die übrigen Theorien, welche auf der Annahme von contractilen oder elastischen Fäden beruhen, scheinen mir wenig Wahrscheinlichkeit zu bieten, so muss doch bei der von van Beneden und Boveri gegebenen Erklärung des Auseinanderweichens der Tochterplatten angenommen werden, dass die Polfasern einerseits an der Zellmembran, anderseits an dem Centrosom oder zum mindestens an der Sphäre inseriren, die Spindelfasern ihrerseits an der Sphäre resp. Centrosom und an den Chromosomen. Nun ist meines Erachtens erstens nicht richtig, dass die Polstrahlen vorübergehend oder gar dauernd an der

Zelloberfläche inseriren, zweitens sind die Spindelfasern gewiss nicht durch die Aequatorialplatte unterbrochen. Ich glaube auch nachgewiesen zu haben, dass es im Ascarisei eine Centralspindel giebt, d. h. solche Fasern, welche ununterbrochen von einem Pol zum anderen ziehen, da man ausserhalb des noch intacten Kernes eine derartige Spindel sehen kann, ferner, dass die von den Centrosomen nach den Chromosomen ziehenden Fasern sehr bald continuirlich von einem Centrosom zum anderen, bogenförmig verlaufend den Kern durchsetzen. Wären diese Fasern sogenannte Zugfasern, d. h. dazu bestimmt, die Chromosomen nach den Polen zu ziehen, so müssten sie gedehnt werden und dann einen geraden Verlauf annehmen. Es bestehen aber die von Drüner aufgezählten Gegensätze in der Zelltheilungsmechanik zwischen dem Ascarisei einerseits und den Hodenzellen des Salamanders anderseits durchaus nicht zu Recht. Auch die Polstrahlen bei der Ascarisspindel scheinen mir ebensowenig hier als bei anderen Objekten als eine Art von Befestigungsapparat für die Centrosomen resp. Sphären zu wirken. Würden die Polfasern wirklich contrahirt, um das Auseinanderweichen der Sphären zu bewerkstelligen, wie Boveri (17) angiebt, so müssten sie ebenfalls gerade verlaufen. Nun ist aber gerade während der Wanderung der Tochterplatten zu constatiren, dass die sogenannten Polfasern bogenförmig mit nach der Eioberfläche gerichteter Convexität und zum Theile streckenweis parallel der Eioberfläche verlaufen [1]). Dieser Umstand scheint mir gleichfalls gegen die Auffassung zu sprechen, welche Drüner über die entsprechenden Fasern bei den Salamanderhodenzellen entwickelt, nämlich gegen ihre stützende Wirkung. Den erwähnten bogenförmigen Verlauf der Polstrahlen habe ich auch bei einer ganzen Reihe von anderen Objekten: Keimscheiben der Cephalopoden, Hodenzellen von Blatta, Tardigradenei etc. constatiren können. Dass die Fasern der fertigen Ascarisspindel ebenfalls nicht als Zugfasern wirken, glaube ich schon oben wahrscheinlich gemacht

1) Letzhin hat Reinke (107) dasselbe an lebenden Seeigeleiern beobachtet. Auch die Eier der kleinen von mir untersuchten Nematoden zeigten dieses Verhalten im Leben sehr deutlich. Die Convexität der Strahlen nach aussen war hier sehr ausgesprochen, doch habe ich die von Reinke bei seinem Objekte beobachtete Umklappung der Strahlen nicht constatiren können.

zu haben, dies gilt aber auch für die anderen Objekte, welche ich untersucht habe. Ueberall hatten die eigentlichen Spindelfasern auf dem Stadium der einfachen Aequatorialplatte (d. h. alle Fasern mit Anschluss der Polstrahlen, von welchen schon die Rede war), ausgenommen bei Ascaris, einen ausgesprochen bogenförmigen Verlauf. Dies ist auch bei solchen Objekten der Fall, wo keine extranucleäre Centralspindel auftritt. Bei der fertigen Spindel kann man daher keinen Unterschied zwischen Centralspindel und Mantelfasern resp. Stütz- und Zugfasern machen, eine solche Scheidung ist willkürlich, denn alle Fasern sind auf dem betreffenden Stadium durchgehende, d. h. verlaufen ununterbrochen von einem Pol zum anderen. Nur bei solchen Zellen, wo die ringförmig um die Spindelaxe angeordneten Chromosomen eine von dem axialen Theil der Spindel durchbohrte Aequatorialplatte bilden, lässt sich formell ein solcher Unterschied machen. Die Spindel des Ascariseies nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als auf dem Stadium der einfachen Aequatorialplatte die Spindelfasern von den Polen zu der Kernplatte geradlinig verlaufen, also im Aequator einen stumpfen Winkel bilden, wie dies von van Beneden, Boveri und anderen mehrfach abgebildet worden ist und ich selbst bestätigen kann. Diese Thatsache ist um so auffallender, als sowohl die junge extranucleäre Spindel, wie auch diejenigen Fasern, welche von ihren Polen durch die Vorkerne oder den Blastomerenkern verlaufen, ausgeprägt bogenförmig erscheinen, ich glaube aber dafür folgende Erklärung gefunden zu haben: wo die sog. Fasern der fertigen Spindel einen bogenförmigen Verlauf zeigen, ist der Durchmesser der Aequatorialplatte im Verhältniss zu der Länge der Spindelaxe klein und stehen die Chromosomen schief oder parallel zu der Spindelaxe, bei Ascaris dagegen liegen die Chromosomen sämmtlich in ihrer ganzen Ausdehnung in einer Ebene und somit senkrecht auf der Spindelaxe. Da nun, wie ich später auseinanderzusetzen gedenke, eine Wechselwirkung zwischen den Chromosomen und Centrosomen stattfindet, werden die Spindelfasern hier seitlich abgelenkt.

Wie steht es aber mit der stützenden Funktion der Central-Spindelfasern, für welche Drüner zuerst eingetreten ist. Zunächst stimme ich mit Drüner ganz darin überein, dass ihr bogenförmiger Verlauf (welcher für Centralspindeln und Spindeln

auf dem Stadium der Aequatorialplatte schon vielfach vor Drüner abgebildet worden ist, z. B. von Flemming, Carnoy, Guignard, Hermann und anderen), gegen die Annahme einer Zugwirkung dieser Fasern spricht. Gegen die stützende Funktion der Centralspindelfasern möchte ich folgende Gründe anführen:

1. Die Centrosomen rücken in vielen Fällen auseinander, ohne dass eine Centralspindel zwischen ihnen bestünde, deshalb muss diese Auseinanderbewegung eine andere Ursache als das Wachsthum der Spindel haben (vergleiche die angeführten Fälle, wo keine Centralspindel gebildet wird).

2. Wenn man den Mantelfasern keine Zugwirkung zuschreibt, können die Wechselbeziehungen zwischen Zug- und Centralspindelfasern, auf welche Drüner seine Ansicht gründet, nicht stattfinden.

3. Die Aenderungen in der Gestalt der Spindel, zunehmende Breite von der Bildung der Kernplatte bis zum ausgebildeten Monasterstadium, vollziehen sich nicht bei allen Zellen, denen eine sog. Centralspindel zukommt, so z. B. nicht bei der von Hermann untersuchten Generation von Salamandraspermatocyten und den Epithelzellen der Kiemenplättchen der Salamanderlarve.

4. Die Ei- resp. Zellmembran von Ascaris spielt nicht die Rolle, welche Drüner ihr zuschreibt und die Spindel dieser Objekte weicht in keiner prinzipiellen Weise von derjenigen der Salamanderspermatocyten ab.

5. Vermögen die Chromosomen in manchen Fällen (z. B. Spermatocyten I. von Blatta) die sogenannte Centralspindel zu durchsetzen und lässt sich die Existenz oder Nichtexistenz einer ringförmigen Kernplatte nicht aus dem Vorhandensein oder Fehlen einer Centralspindel erklären.

6. Der geschlängelte Verlauf der Fasern lässt sich besser durch die seitlichen Bewegungen und Biegungen, welche die Centralspindel während der Zelltheilung erfährt und welche an lebenden sowie an abgetödteten Zellen beobachtet werden können, erklären, als durch die Annahme, dass die Spindelfasern rascher wachsen, als die Entfernung der Pole von einander.

Die Beobachtung der Centralspindel resp. Spindel im Leben ergiebt, dass sie aus einer zähflüssigeren Masse gebildet ist, als das umgebende Protoplasma. Rücken die Centrosomen nahe an

der Kernperipherie auseinander, so ziehen sie die Centralspindel zwischen sich aus, welche dann der Kernoberfläche sich anschmiegt. Die concave Seite liegt dann natürlich nach dem Kerne zu. Schwindet die Kernmembran plötzlich, wie es oft der Fall ist, so ändert sich die Sache sofort, indem jetzt die Spindel in die Kernhöhle hineingeräth und nach den Chromosomen zu convex wird. Krümmungen der Centralspindel, welche sich wieder ausgleichen, können im Leben z. B. an den Eiern kleiner Nematoden wahrgenommen werden. Derartige gekrümmte Spindeln und Centralspindeln sind öfters nach Präparaten abgebildet worden, namentlich von Mark (87), Carnoy (35), Vejdowski (124), Braus (24), Drüner (39).

Die eben auseinandergesetzten Einwände gegen die Annahme, dass die sogenannten Fasern der karyokinetischen Figur durch Zug oder Druck wirken, sprechen meiner Ansicht nach auch gegen die Auffassung der Spindel und Polstrahlung als eines Theilungsapparates, es muss daher eine andere Erklärung für das Zustandekommen dieser Bildung gesucht werden.

Schon 1876 hat Bütschli (29) die Annahme gemacht: „dass die strahlige Anordnung des Plasmas um die Centralhöfe der Ausdruck einer von diesen ausgehenden, physikalisch-chemischen Aenderung des Plasmas sei, wobei eine allmähliche Abnahme dieser Aenderung von den Centralhöfen nach der Peripherie hin statt hat, welche von ersteren aus unterhalten wird." Im Anschluss daran versucht er die Zelltheilung auf Grund der Gesetze der Oberflächenspannung zu erklären, indem er betont, dass das Plasma den Grundgesetzen einer flüssigen Masse gehorcht. Auch damals schon macht Bütschli auf ähnliche strahlige Anordnungen des Plasmas um den Kern und um die contractile Vacuole aufmerksam und versucht diese Erscheinung auf Diffusionsvorgänge zurückzuführen. Später (31, 32) wies er darauf hin, dass die Strahlungserscheinungen höchst wahrscheinlich aus einer chemisch-physikalischen Einwirkung des Centrosoms auf das umgebende Plasma resultiren. Meine eigenen Beobachtungen an den Centralkörpern des Ascariseies sprechen ganz für Bütschli's Ansicht und es macht bei diesem Objekte ganz den Eindruck, als ob die Entstehung der strahligen Figur um und zwischen den Centrosomen durch das Aufquellen resp.

durch das Anwachsen derselben bedingt wäre[1]). Weiter sprechen meine Untersuchungen an anderen Objekten dafür, dass eine sogenannte Centralspindel zwischen den Tochtercentrosomen erst dann entsteht, wenn die Tochtercentrosomen, welche natürlich zunächst kleiner sind als das Muttercentrosom, anfangen sich zu vergrössern und allmählich das Volumen des Centralkörpers, aus dem sie durch Theilung hervorgegangen sind, erreichen. Die Ausbildung der Pol- und sogenannten Mantelstrahlen steht ebenfalls im direkten Verhältniss zu dem Anwachsen der Centralkörper und habe ich stets gefunden, dass die Bildung der Pol- und Mantelstrahlen erst nach dem Anwachsen der Centralkörper erfolgt. Daraus erklärt sich auch, warum die Centrosomen in ihrem Wachsthum den Strahlensystemen vorauseilen, wie man beim Ascarisei leicht nachweisen kann.

Während die sogenannte Centralspindel in den Fällen, wo sie ausserhalb des Kernes oder der Kernhöhle beobachtet wird, lediglich aus der Einwirkung der beiden Centrosomen auf das dazwischen liegende Protoplasma entsteht und die Polstrahlen ebenfalls infolge des Einflusses der Centrosomen auf das sie umgebende Plasma gebildet werden, glaube ich die sogenannten Mantelstrahlen, von denen früher die Rede war, auf eine Wechselwirkung zwischen Kern und Chromosomen einerseits und den Centrosomen anderseits zurückführen zu müssen. Dieses Strahlensystem, welches man, wie schon erwähnt wurde, nur dann deutlich unterscheiden kann, wenn eine sogenannte Centralspindel in einer gewissen Entfernung vom Kern oder den Chromosomen vorhanden ist, verläuft von den Centrosomen zu dem Kern oder den Kernschleifen. Wo die Kernmembran deutlich erhalten bleibt oder die Chromosomen sämmtlich in der Kernhöhle vereinigt

1) Kostanecki (82 b) bemerkt, dass meine Ansicht, „dass die Differenzirung in der Structur der den oder die Centralkörper umgebenden Zellsubstanz auf die Einwirkung des Centrosomas auf die Zellsubstanz zurückzuführen sei“, ihm eines wirklichen Beweises zu entbehren scheint. Ich will nun gar nicht behaupten, dass ich einen wirklichen Beweis für meine Auffassung erbracht hätte, glaube aber dieselbe durch verschiedene Argumente gestützt zu haben, während Heidenhain's Theorie von den stets vorhandenen centrirten Radien, welche Kostanecki so energisch verficht, eine reine Hypothese ist und nicht nur von den Thatsachen nicht gestützt wird, sondern ihnen geradezu widerspricht.

bleiben, ziehen die Mantelfasern bogenförmig und ununterbrochen von den Centrosomen durch die Kernmembran zu den Chromosomen, wie z. B. beim Ascarisei. Wo dagegen, wie bei den Epithelzellen der Salamanderlarve die einzelnen Chromosomen nach Schwund der Kernmembran unregelmässig um die junge Centralspindel zerstreut sind, treten sogenannte Zugbänder auf, d. h. besonders deutliche Wabenzüge von den Centrosomen zu den Scheiteln der V-förmig gebogenen Chromosomen. Während beim Ascarisei und in den Fällen, wo die Chromosomen in der Kernhöhle eine einheitliche Gruppe bilden, die sogenannten Zugfasern continuirlich und im Bogen verlaufen, verlaufen hier die sogenannten Zugbänder ganz gerade und lassen sich nicht weiter als zum Scheitel der einzelnen Kernschleifen verfolgen; die Centralspindel dagegen ist stets deutlich nach beiden Seiten convex. Auch die sogenannten Verbindungsfasern, d. h. solche, welche zwischen den auseinanderweichenden Tochterplatten auftreten, dürften auf Wechselwirkungen zwischen den Chromosomen der beiden Platten zurückzuführen sein. Die Annahme, dass der Kern und die Chromosomen auf das sie umgebende Protoplasma derart einwirken können, dass darin Strahlen auftreten, ist keineswegs neu. Für den Kern liegen bereits zahlreiche Beobachtungen vor, während, soviel ich weiss, bis jetzt nur Häcker (57) und Ziegler (132) auf die Möglichkeit einer Wechselwirkung zwischen Chromo- und Centrosomen hingegewiesen haben.

In seinem Aufsatze „Ueber den heutigen Stand der Centrosomafrage", worin er sich im Wesentlichen den Anschauungen Bütschli's anschliesst, bemerkt Häcker (58) sehr zutreffend, dass, wenn unsere Kenntniss der Kerntheilungserscheinungen zuerst von Bildern, wie z. B. den Hermann'schen, ausgegangen wäre, man wohl zunächst beim Anblick der Spindelfasern zur Vorstellung von Kraftlinien gekommen sein würde. Die Versuche, welche angestellt worden sind, um die karyokinetische Figur künstlich zu reproduciren, scheinen mir ganz zu Gunsten dieser Vorstellung zu sprechen. Schon Strasburger (1875), Fol, Henneguy und andere haben auf die auffallende Uebereinstimmung zwischen den Bildern hingewiesen, die man dadurch erhält, dass man Eisenfeilspäne auf eine Platte streut, unterhalb welcher ein Magnet aufgestellt ist und denjenigen, welche sich theilende Zellen bieten. Letzthin hat Ziegler (132) diese magnetischen

Kraftlinienbilder im Hinblick auf ihre Aehnlichkeit mit Kern und Zelltheilungsbildern studirt und sehr interessante Schlüsse daraus gezogen: 1. Dass die Spindeln nicht präformirte Gebilde, sondern unter der Wirkung der Centren entstehende Structuren sind. 2. Dass die sogenannten Mantel- und Zugfasern infolge dynamischer Wirkungen und wahrscheinlich chemischer Wechselwirkungen zwischen den Chromo- und Centrosomen entstehen. 3. Dass die Fasern der sogenannten Centralspindel von den anderen Fasern nicht wesentlich verschieden sind. Alle diese Schlüsse werden, glaube ich, durch die Beobachtung der wirklichen Kern- und Zelltheilungsfiguren bestätigt, wie ich schon auseinandergesetzt habe und sich von selbst aus der Bütschli'schen Auffassung der karyokinetischen Figur ergibt. Aehnliche Kraftlinienfiguren, wie man sie auf magnetischem Wege erzielt, lassen sich noch auf ganz andere Weise herstellen. Vermittelst der statischen Elektricität erzeugte Gallardo (54, 55) zwischen und um zwei in einem Glastrog angebrachten Metallkugeln das körperliche Bild einer Spindel nebst Asteren, indem er das Gefäss mit Terpentinöl füllte und in der Flüssigkeit Krystalle von schwefelsaurem Chinin einstreute, welche bei Drehung der elektrischen Maschine sich nach den Kraftlinien des Kraftfeldes einstellten. Indem man in einem grossen Wassergefäss das Wasser durch zwei am Boden liegende Schläuche ableitet, deren Oeffnungen nicht weit von einander entfernt sind, erhält man Strömungen, welche wie die magnetischen Kraftlinien verlaufen (Ziegler 132). Besonderes Interesse beansprucht ein von Bütschli gemachter Versuch, weil die künstliche karyokinetische Figur in einem Medium entsteht, welches seiner Structur nach mit dem Protoplasma grosse Uebereinstimmung zeigt. Bütschli (32) beobachtete zwischen zwei annähernd gleich grossen Luftblasen in einer durch 1,3 % Chromsäure geronnenen Gelatinegallerte eine tonnen- bis spindelförmige Figur, welche eine auffallende Aehnlichkeit mit der karyokinetischen Figur aufwies. Jede der beiden Luftblasen liegt in einem hellen Hofe eingeschlossen, welcher ohne scharfe Grenzen in die Strahlensonne übergeht. Aus dem Vergleich dieser künstlichen Figur mit der karyokinetischen und der Art ihrer Entstehung zieht Bütschli den Schluss, dass die Centrosomen nicht die Rolle von Stützorganen für die angeblich contractilen Fibrillen der Sonnen spielen, sondern als die eigentlichen Verursacher der

Sonnen aufzufassen sei. Die Centrosomen nehmen bei der Asterbildung an Volum zu, indem sie aus dem umgebenden Plasma Flüssigkeit aufnehmen, wobei ein Theil der Flüssigkeit chemisch gebunden wird, sodass das Volumen des Centralkörpers weniger zunimmt, als das Volum der dem umgebenden Plasma entzogenen Flüssigkeit beträgt. Unter diesen Umständen wird zwar das Centrosom selbst sein Volumen vergrössern, das umgebende Plasma dagegen beträchtlich an Volum abnehmen, sodass das Centrosom den Mittelpunkt einer sich zusammenziehenden, verkleinernden Plasmaparthie bildet, die auf das übrige radiär gerichtete Zugkräfte ausübt und daher eine Strahlung hervorruft, welche jener um die Luftblase entspricht[1]).

Das Studium der ersten Theilungen des Ascariseies bestätigt durchaus die Consequenzen, welche Bütschli aus der Beobachtung der künstlich erzeugten Spindelfigur gezogen hat und glaube ich nicht nochmals auf die Uebereinstimmungen zurückkommen zu brauchen.

Es zeigt sich also, dass die Bemühungen die Structur des Protoplasma und die karyokinetische Spindel auf künstlichem Wege zu erzeugen, durchaus keine blosse Spielerei, sondern im Gegentheil sehr geeignet sind, eine Vorstellung von denjenigen Kräften, welche bei der Kern- und Zelltheilung wirken, zu erhalten. Dass solche Forscher, welche die Lebensvorgänge in der Zelle und den Organismen überhaupt für die Aeusserungen einer ganz besondern mystischen Lebenskraft halten, jeden Versuch einer physikalisch-chemischen Erklärung derselben zurückweisen, kann uns nicht befremden. Daher rühren auch die zahlreichen Einwände, welche gegen die Wabentheorie erhoben worden sind. Gewiss darf man aus den Uebereinstimmungen in der sichtbaren Structur nicht auf die Identität der chemischen Constitution schliessen, ebensowenig darauf, dass die wirksamen Kräfte in allen Fällen, wo die Kraftlinienfigur entsteht, dieselben wären. Seltsam aber ist es, dass Delage, welcher ein ganz neues System geschaffen zu haben glaubt, weil er die biologischen Erscheinungen auf physikalisch-chemische Processe zurückgeführt haben möchte,

1) Während die hier erwähnten Versuche alle auf centripetal wirkende Kräfte beruhen, ist die entgegengesetzte Kraft von Henking (Arch. f. mikr. Anat. 41. 1893) gebraucht worden, doch scheint er keine wirklichen Spindeln erzielt zu haben.

jeden Versuch, praktisch an die Lösung des Problems heranzutreten, verwirft und die künstlich erzeugten Structuren mit den natürlichen zu vergleichen für ebenso unmöglich hält, als beispielsweise in den Sternbildern des Thierkreises die Zeichen oder Figuren aufzufinden, nach welchen sie benannt wurden.

Reifung.

Heutzutage werden wohl ganz allgemein die Richtungskörper als wirkliche Zellen aufgefasst, nachdem O. Hertwig, Giard, Bütschli, Mark und andere sich in diesem Sinne ausgesprochen haben, und ihre Bildung darf wohl, trotz der gegentheiligen Auffassung von van Beneden und Carnoy, als eine typische indirekte Theilung angesehen werden. Nichtsdestoweniger weichen die Richtungsspindeln des Ascariseies in ihrer Gestalt nicht unwesentlich von den gewöhnlichen Spindeln ab, auch wenn man mit Boveri nur die tonnenförmigen in den Polen abgeplatteten Spindeln als normal auffasst. Indessen sind derartige tonnenförmige Richtungsspindeln bei anderen Objekten beobachtet worden, so z. B. von Bütschli (29) bei Limnaeus auricularis und Cucullanus elegans, von Boveri für die zweite Richtungsspindel von Sagitta bipunctata (38). Ich selbst habe feststellen können, wie die erste Richtungsspindel eines Tardigraden, welche anfangs die typische Spindelform zeigt, sich allmählich bedeutend verkürzt, an die Eioberfläche rückt und eine garbenförmige Gestalt annimmt. Auch bei pflanzlichen Objekten sind tonnenförmige Spindeln mit abgeplatteten Polen beobachtet worden (Strassburger 1880, Monotropa hypopitys). An den Polen derartiger Spindeln sieht man in seitlicher Ansicht eine Reihe von stärker färbbaren Körnchen, welche zusammen ein Stäbchen bilden, das senkrecht auf der Spindelaxe steht. Gerade bei Ascaris ist diese Bildung von Boveri (16) und letzthin auch von Sala (111) beobachtet worden. Boveri hält die Körnchen für die verdickten Enden der Spindelfasern, Sala glaubt, dass sie von dem Nucleolus des Keimbläschens stammen und vermuthet (da er nicht abgeneigt ist, die Centrosomen vom Nucleolus abzuleiten), dass die fraglichen Körper den Centrosomen der Richtungsspindel entsprechen dürften. Ich selbst sah die betreffenden Körnchen, welche bei seitlicher Lage der Spindel ein Stäbchen, bei polarer Ansicht ein Scheibchen bilden, stets

deutlich von den Spindelfaserenden getrennt und betrachte sie als ein modificirtes Centrosom. Hierfür spricht eine Beobachtung, welche ich am Tardigradenei gemacht habe, wonach, wie schon erwähnt wurde, die erste Richtungsspindel anfänglich fast die ganze Längsaxe des Eies einnimmt, die typische Spindelform zeigt und mit deutlichen kugeligen Centrosomen versehen ist. Darauf verkürzt sich die Richtungsspindel zu der Garbe und sieht man dann an deren Polen die scheibenförmigen Gebilde, welche höchst wahrscheinlich aus den typischen Centrosomen durch Abplattung hervorgegangen sind[1]). Ein weiterer Grund, welcher für das Vorhandensein von Centrosomen an den Polen der Richtungsspindel von Ascaris spricht, ist das Verhalten der Körperchen, welche man an den Polen derjenigen Richtungsspindeln findet, welche nicht die bei diesem Objekt für typisch geltende tonnenförmige Gestalt zeigen. So wurden vierpolige Spindeln und an jedem Pol ein Centrosom von Häcker (57) beschrieben, auch vom Rath soll nach Häcker's Angaben die Darstellung derselben Verhältnisse gelungen sein und ich habe öfters dieselben Bilder erhalten. Sala (111) hat durch Einwirkung von Kälte dreipolige Spindeln hervorgebracht, welche dann an jedem Pol eines oder mehrere derartige Körperchen zeigt, ein Verhalten, welches auf meinen Präparaten sehr deutlich zu beobachten ist. Ferner hat Sala an sogenannten Fächerkernen ein einheitliches sphärisches Centrosom gesehen, sodass gar nicht daran zu zweifeln ist, dass auch das Centrosom wie die Spindel infolge der Kältewirkung in seiner Gestalt grosse Veränderungen erfährt. Ich selbst habe in vereinzelten Fällen beim Ascarisei spitzpolige zweipolige Spindeln beobachten können, wie sie Carnoy (34) abgebildet hat, wobei allerdings die Polstrahlung eine äusserst schwache war, und dann fand sich an jedem Pol je ein kleines rundliches Gebilde, welches ganz wie ein gewöhnliches Centrosoma sich verhielt.

Während man früher ganz allgemein annahm, dass die Richtungsspindeln keine Centrosomen besitzen, was nach Boveri

1) Eine im Verhältniss fast ebenso bedeutende Verkürzung der ersten Richtungsspindel ist von Bütschli (29) bei Cucullanus beschrieben worden. Bei Lymnaeus aur. hat Bütschli bereits das plattenförmig veränderte Centrosom am inneren Pol der zu einem Tönnchen verkürzten ersten Richtungsspindel abgebildet.

für die Nematoden noch jetzt behauptet wird, haben sich in letzter Zeit die Angaben über das Vorkommen von Centrosomen bei Richtungsspindeln gehäuft. Sie sind bei Aulastoma von Platner, bei Copepoden (vom Rath), bei Tardigraden (Verfasser), Echinodermen (Mathews), Turbellarien (van der Stricht), Myzostoma (Wheeler), Anneliden (Mead), Pulmonaten und Gastropoden (Kostanecki u. Wierzejski) beobachtet worden und dürften meiner Ansicht nach in allen Fällen vorhanden sein, wo die Richtungsspindel nicht ausschliesslich aus Kernmaterial besteht und namentlich da, wo Polstrahlung vorhanden ist. Nach dem Auseinandergesetzten scheint mir der Schluss erlaubt, dass sie auch bei Nematoden nicht fehlen, wenn ihnen auch nicht die typische Kugelform zukommt.

Die Zellennatur der Richtungskörperchen geht daraus hervor, dass sie die beiden erforderlichen Bestandtheile, Kern und Protoplasma, zeigen und dass sie sich theilen. Gewöhnlich theilt sich nur der erste Richtungskörper, seltener nur der zweite. Ich habe bei Macrobiotus macronyx die Theilung beider Richtungskörper beobachten können und hielt dies für einen ganz isolirten Fall, bis ich durch das Studium der einschlägigen Literatur ermittelte, dass die Theilung beider Richtungskörper von Trinchese und Giard bei Nudibranchiern, von Henneguy bei Asellus und Oniscus constatirt worden ist. Der erste Richtungskörper von Macrobiotus macronyx theilt sich karyokinetisch, wobei die Spindel deutlich hervortritt, der zweite Richtungskörper scheint sich direkt zu theilen. Dasselbe hat bereits Garnault[1]) an den Eiern von Landpulmonaten beobachtet. Hier theilen sich nicht nur zuweilen der erste und zweite Richtungskörper indirekt, sondern es wird höchst wahrscheinlich noch ein dritter Richtungskörper ausgestossen, welcher sich ebenfalls theilt. Im Ganzen finden sich also zuweilen sechs Richtungskörper.

Aus dem Vorhandensein der Centrosomen an den Richtungsspindeln ergiebt sich von selbst, dass das Keimbläschen mit einem Centralkörper versehen sein muss und thatsächlich ist ein Centrosom am Keimbläschen des Eies von Aulastoma gulo von Platner beobachtet worden und am Keimbläschen des

1) Sur les phénomènes de la fécondation chez Helix aspersa et l'Arion empiricorum. Zool. Anz. 1891. N. 9 u. 10.

Cyclasceies hat Stauffacher (119) zwei gefunden. Sehr wahrscheinlich werden weitere derartige Vorkommnisse mit der Zeit noch bei anderen Objekten beobachtet werden. Es bleibt noch zu erörtern, was aus dem Centrosom des inneren Poles der zweiten Richtungsspindel wird. Bekanntlich wurde an diesem öfters eine Strahlung, welche eine Zeit lang noch bestehen bleibt, sowie ein Centrosom beobachtet. Nach dem, was bis jetzt darüber bekannt ist, zu urtheilen, halte ich es für wahrscheinlich, dass dieses Centrosom sich allmählich rückbildet oder in den sich reconstruirenden Eikern (weiblicher Pronucleus) aufgenommen wird. Dafür, dass das Centrosom des reifen Eikerns nicht ganz verloren geht, sondern unter Umständen wieder auftreten kann, sprechen folgende Thatsachen: 1. die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier, bei denen in einem Fall [Artemia salina Brauer (22)] Centrosomen an der ersten Furchungsspindel nachgewiesen wurden, 2. die Erfahrungen am reifen, aber nicht befruchteten Seeigelei [R. Hertwig (73)]. R. Hertwig hat nämlich bei reifen und unbefruchteten Seeigeleiern, welche längere Zeit in Seewasser gehalten oder mit Strychnin behandelt worden waren, beobachtet, dass der Kern sich zur Theilung anschickt und Veränderungen erleidet, welche als eine mehr oder weniger pathologische Theilung aufzufassen sind, dabei treten Strahlungen auf, die zur Bildung von wirklichen Spindeln führen können. Zwar hat R. Hertwig keine Centrosomen beobachten können und kommt zu dem Schluss, dass sie dem reifen Eikern ganz abgehen, doch glaube ich, dass bei der Schwierigkeit, welche die Darstellung der Centrosomen beim befruchteten und sich theilenden Seeigelei bieten, das Vorhandensein der Centrosomen im Mittelpunkt der Strahlung oder an den Polen der Spindel des reifen Eikernes nicht ohne weiteres geleugnet werden kann, vielmehr bin ich der Ansicht, dass auch hier Centralkörper, wenn auch in sehr reducirter Grösse oder in modificirter Form vorhanden sein müssen. Die merkwürdigen, von R. Hertwig beschriebenen Vorgänge sind ja als ein Anfang von parthenogenetischer Entwicklung aufzufassen, auch soll bei Seesternen nach Greeff Parthenogenese vorkommen, welche zur Bildung von normalen Larven führt. Sollte man dann wirklich annehmen müssen, dass sämmtliche Zelltheilungen, aus denen der Pluteus hervorgeht, ohne Centrosomen vollzogen werden?

Es ist bekanntlich für viele parthenogenetisch sich entwickelnde Eier festgestellt worden, dass dieselben nur einen einzigen Richtungskörper bilden und Boveri hat darauf die Hypothese aufgestellt, dass bei der parthenogenetischen Entwicklung der zweite Richtungskörper, wenn er gebildet wird, nicht ausgestossen wird, sondern mit dem reifen Eikern wieder verschmilzt. Auf diese Weise liesse sich erklären, wie das Centrosom der ersten Furchungsspindel eines parthenogenetischen Eies von demjenigen des Eikernes herrührt und seine Theilungskraft beibehält. Experimentelle Versuche von O. Hertwig an Seesterneiern (69) und die Beobachtungen Brauer's (22) am parthenogenetisch sich entwickelnden Ei von Artemia salina haben Boveri's Annahme bis zu einem gewissen Grade gestützt, d. h. das Zurückhalten und Verschmelzen des zweiten Richtungskörpers mit dem Eikern des reifen Eies wahrscheinlich gemacht. Doch genügen diese Beobachtungen keineswegs, um die Angaben zu entkräften, nach welchen zuweilen parthenogenetisch sich entwickelnde Eier wirklich zwei Richtungskörper bilden, wie bei Liparis dispar nach Platner und den unbefruchteten Eiern der Biene nach Blochmann. Sollte man mit Brauer dagegen einwenden, dass es nicht bewiesen ist, dass solche Eier von Liparis sich weiter zu einem normalen Embryo entwickeln, so muss daran erinnert werden, dass Zelinka bei parthenogenetischen Räderthiereiern zuweilen zwei Richtungskörper beobachtet hat. In keinem Fall genügt die Annahme, dass parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper bilden, oder dass der zweite mit dem Eikern verschmilzt, um zu erklären, dass das Centrosom des Keimbläschens nicht zu Grunde geht, denn es sind Fälle bekannt, wo das befruchtete Ei nur einen Richtungskörper bildet und das Centrosom doch vom Spermatozoon geliefert wird [Sobotta, Maus (118)].

Befruchtung.

Eine ganze Reihe von Untersuchungen haben ergeben, dass kein direkter Zusammenhang zwischen der Bildung der Richtungskörper und dem Eindringen des Samenfadens besteht. Bei Echinodermen werden in der Regel die Richtungskörper vor der Besamung gebildet [O. Hertwig (69), Fol (52) u. a.], doch wissen wir durch Fol, dass der Samenfaden auch eindringen kann, ehe

die erste Richtungsspindel angelegt ist und dass derartige Eier dennoch sich normal entwickeln. Anderseits sind auch zahlreiche Fälle bekannt, wo das Spermatozoon schon eingedrungen ist, ehe das Keimbläschen sich zur Spindel umbildet, so z. B. bei den Nematoden. Hier lässt sich auch feststellen, dass bei ausbleibender Besamung keine Richtungskörper gebildet werden. Bütschli (1876) konnte dies experimentell feststellen, indem er unreife Weibchen einer Rabditisart isolirt züchtete; die Uteri waren dann ganz mit Eiern angefüllt, deren Keimbläschen unverändert blieb. Diese Erfahrung ist neuerdings durch Ziegler (133) bestätigt worden und ich konnte dasselbe konstatiren. Bei Ascaris megalocephala trifft das gleiche zu, denn es finden sich gelegentlich ausgewachsene nicht befruchtete Weibchen, deren Uteri mit Eiern angefüllt sind, welche alle auf dem Stadium der Ovocyten erster Ordnung stehen. Es sind aber Uebergänge zwischen den beiden extremen Fällen, welche einerseits von Echinodermen, anderseits von Nematoden geliefert werden, vorhanden. Ein sehr verbreiteter Fall ist der, dass die erste Richtungsspindel schon angelegt ist, ehe der Samenfaden eindringt, dafür bieten die von mir untersuchten Tardigraden ein gutes Beispiel. Ein gewisser Zusammenhang besteht aber insofern öfters zwischen beiden Vorgängen, als die Umwandlung des eingedrungenen Spermakopfes zum männlichen Vorkern erst dann erfolgt, wenn der weibliche Vorkern aus der inneren Hälfte der zweiten Richtungsspindel sich bildet.

Die Art und Weise, in welcher das Spermatozoon ins Ei eindringt, ist eine sehr variable, auch wenn man vom Vorhandensein einer Micropyle oder der Bildung eines Empfängnisshügels absieht. Bekanntlich wird der Schwanz oder die Geissel des Samenfadens öfters nicht in das Ei aufgenommen, während in vielen anderen Fällen der ganze Samenfaden eindringt. Wenn man nun annimmt, dass bei Ascaris meg. der kegelförmige Ansatz oder „corps réfringent“ plus der ihn umgebenden Alveolarschicht dem Schwanze des Samenfadens entspricht, so ergiebt sich, dass bei einem und demselben Thiere das ganze Spermatozoon oder nur der Kopf plus Mittelstück eindringen kann. Bekanntlich sagt van Beneden, dass öfters nur das vordere rundliche Ende des Samenkörpers eindringt, ja in vielen Fällen wird der Schwanztheil gar nicht ausgebildet und der Samenkörper,

welcher das Ei befruchtet, entspricht vollkommen in Gestalt und Aussehen den rundlichen Spermatiden, welche man in den Geschlechtswegen des Männchens findet. Ich glaube nicht, dass dieser Variabilität in der Gestalt der Samenkörper von Ascaris meg. eine principielle Bedeutung zukommt, denn schon Schneider und Nussbaum haben gezeigt, dass die Umwandlung der Spermatide in das kegelförmige Spermatozoon in den Geschlechtsorganen des Weibchens vor sich geht. Van Beneden hat beobachtet, wie der kegelförmige Fortsatz, welcher den Schwanz vorstellt, allmählich aus dem Protoplasma der Spermatide hervorwächst, das Gebilde mit der Zeit die Gestalt einer Tischglocke annimmt (type campanuliforme) und schliesslich den kegelförmigen Typus darstellt. Ich kann van Beneden's Darstellung bestätigen und will noch bemerken, dass die Umbildung der Spermatide in das Spermatozoon hier wie im Allgemeinen einer Metamorphose entspricht, denn es handelt sich um eine Umwandlung, nicht um eine Wachsthumserscheinung. In dem Maasse, wie der Anhang auswächst, nimmt die Menge des den Kern umgebenden Protoplasmas ab, der Kopftheil wird immer kleiner. Diese Ansicht wird durch die Untersuchung der Samenkörper von Rhabditis teres begründet. Hier sind die Samenkörper im Receptaculum seminis des Weibchens im Ruhezustand sphärisch, der Kern liegt an der Peripherie umgeben von einer kugelförmigen Ansammlung gröberer Körner, der Rest der Samenkörper ist glashell. Meistens sind aber die Samenkörper in lebhafter Bewegung begriffen, wobei sie sich in die Länge strecken und eine kegelförmige Gestalt annehmen. Sie entsprechen dann ganz in ihrem Aussehen den Spermatozoen des kegelförmigen Typus von Ascaris meg.: der Kern liegt nun am vorderen breiteren Ende des Kegels, umgeben von den Körnern, welche eine nach hinten abgeplattete Kugel bilden. Tödtet man solche Spermatozoen ab, so runden sie sich sofort zu einer Kugel ab. Vergleicht man nun die Spermatozoen des Receptaculums mit denen des äusseren Endes des Geschlechtsganges beim Männchen, so besteht der Unterschied allein in der Lagerung des Kernes und der umgebenden Körner. Beim Männchen ist der Kern central gelagert und die Körner durchsetzen gleichmässig den ganzen Zellleib, beim Weibchen liegt der Kern an der Peripherie der Kugel, umgeben von einem kugelförmigen Körnerhaufen, dessen Durchmesser

kleiner ist als die Hälfte des Radius des kugelförmigen Samenkörpers. Aus diesem Vergleich zwischen den Spermatozoen von Rhabditis und Ascaris glaube ich den Schluss ziehen zu können, dass in beiden Fällen der kegelförmige Typus nur aus der Umlagerung der in der runden Spermatocyte vorhandenen Bestandtheile entsteht.

Wie man auch die Entstehung und die morphologische Bedeutung des Spermatozoenschwanzes auffasst, so spielt er sicherlich bei der Befruchtung keine Rolle, er wird entweder resorbirt und assimilirt oder aus dem Ei ausgestossen, oder überhaupt nicht in dasselbe aufgenommen. Aehnlich steht es mit dem Protoplasma, welches den Spermatozoenkern umgibt. Gewöhnlich ist das Quantum des den Spermatozoonkern umgebenden Protoplasmas so minimal, dass das Vorhandensein einer solchen protoplasmatischen Hülle von einigen sogar ganz in Abrede gestellt wird, wie ich glaube, mit Unrecht. Bei Ascaris dagegen wird der Kern von einer beträchtlichen Menge von wabigem Protoplasma umhüllt, welches entweder auf dem Wege nach dem Eimittelpunkt zu zerfallen anfängt, oder wenn der Samenkörper dort angelangt ist, aufgelöst wird und den Kern längere Zeit mit einer kugelförmigen oder ellipsoïden Anhäufung gröberer Körner umgiebt. Diese Körner entsprechen denen des Spermavorderendes, d. h. den enorm verdickten Knotenpunkten der protoplasmatischen Alveolen, welche im nicht eingedrungenen Spermatozoon den Kern umgaben. Der Körnerhaufen im Eicentrum hat einen weit grösseren Durchmesser als derjenige des Spermakopfendes, was darauf beruht, dass die Körner im Eiprotoplasma anschwellen und weniger dicht aneinandergelagert sind. Die Detrituszone, wie ich den Körnerhaufen im Eicentrum nenne, wird, wie van Beneden beschrieben hat, allmählich resorbirt und aufgelöst und ist, wenn die beiden Vorkerne ungefähr dieselbe Grösse und denselben Bau zeigen und sich einander nähern, verschwunden.

Verfolgen wir die Umwandlung des Spermakernes zum männlichen Pronucleus, so finden wir, dass derselbe nach Zerfall des Samenkörpers oder Fadens frei im Protoplasma des Eies liegt und einen homogenen, sich intensiv färbenden Körper darstellt. Aus demselben entsteht nun der männliche Pronucleus entweder dadurch, dass der homogene Körper zu einem sich allmählich vergrössernden Bläschen anschwillt, oder in Stücke zerfällt, die

einzeln zu kleinen Bläschen aufquellen, welche schliesslich zusammenfliessen und einen einheitlichen bläschenförmigen Kern bilden. Beide Modalitäten kommen bei Nematoden vor, die erste bei Ascaris meg., die zweite bei Cucullanus elegans [Bütschli (29)]. In gleicher Weise reconstruirt sich der weibliche Vorkern aus der inneren Kernplatte der zweiten Richtungsspindel entweder dadurch, dass die ganze Tochterplatte (oder Tochterchromosomencomplex) zu einem einheitlichen Bläschen anschwillt, oder indem jede Kernschleife, oder mehrere zusammen, eine grössere Anzahl von kleineren Bläschen bilden, welche zu einem einheitlichen weiblichen Pronucleus confluiren. Daraus erklärt sich das lappige Aussehen vieler Vorkerne. In ganz ähnlicher Weise entstehen auch die Tochterkerne vieler Furchungs-, Hoden- und Gewebszellen.

Sehr verschieden ist die Art und Weise, in welcher die beiden Pronuclei sich einander nähern, bald ist es der männliche, welcher gegen den weiblichen rückt, bald umgekehrt, manchmal kommen beide in dem Mittelpunkt des Eies zusammen. Eigenthümlich ist das Verhalten des Spermakerns bei Ascaris meg. Wir haben gesehen, dass hier das Spermatozoon sich, nachdem es eingedrungen ist, nach dem Eimittelpunkte begiebt und unterwegs schon theilweise zerfällt. Auf dieser Wanderung verwandelt sich der spitzkugelförmige Glanzkörper (corps réfringent) in eine Kugel, wobei die ihn umgebende Alveolarschicht allmählich resorbirt wird, sodass das Kügelchen frei im Eiprotoplasma zu liegen kommt, wo es entweder, nach den Beobachtungen Nussbaum's und der Mehrzahl meiner eigenen Präparate resorbirt wird, oder nach van Beneden's Angaben aus dem Ei ausgestossen wird und schliesslich in den perivitellinen Raum gelangt. In dieser Weise ist das Spermatozoon, bis es an den Eimittelpunkt angelangt, auf Kopf und Mittelstück reduzirt. Es bleibt nun längere Zeit im Eimittelpunkte liegen, wo das Protoplasma des Kopftheiles in der bereits geschilderten Weise zerfällt und die Detrituszone bildet, welche allmählich vom Eiplasma resorbirt wird. Unterdessen hat sich der Spermakern in den männlichen Pronucleus verwandelt, welcher, sobald der weibliche Pronucleus gebildet ist, sich gegen denselben zu bewegt. Auch der weibliche Pronucleus rückt von der Oberfläche in die Tiefe, dem männlichen Vorkern entgegen und beide treffen dann schliesslich etwa in der Mitte eines Eiradius, also in

halber Entfernung von der Oberfläche zum Eimittelpunkt zusammen, beide Vorkerne sind dann gleich gross und weisen annähernd denselben Bau auf. Bei anderen genauer daraufhin untersuchten Nematoden bleibt das Spermatozoon resp. der Spermakern nicht in der Mitte des Eies liegen, so verhält sich z. B. der Samenkern resp. der männliche Pronucleus von Strongylus tetracanthus nach O. Meyer ganz anders (92), auch bei den kleinen Rhabditisarten, welche Bütschli (28, 29) und später Ziegler (133) untersucht haben, ist nichts derartiges zu bemerken. Ich habe bei Rhabditis teres und Pellio sowie bei Diplogaster longicauda den Verlauf der Befruchtung öfters an lebenden Objekten verfolgt und gefunden, dass der männliche Vorkern längere Zeit an einem Pol des länglichen Eies verbleibt, während die Richtungskörper am entgegengesetzten ausgestossen werden und der weibliche Vorkern gebildet wird. Sind die beiden Vorkerne bei Rhabditis ausgebildet, so bewegen sie sich in sehr variabler Weise aufeinander zu und kommen bald in der Nähe des einen Eipoles, bald in der Nähe des anderen, zusammen. Dagegen scheint bei einigen von Carnoy (35) untersuchten Nematodenarten: Spiroptera strumosa, Ascaris lumbricoïdes, den Nematoden aus Coronilla robusta, sowie bei Oxyuris ambigua nach Loewenthal (86) das Spermatozoon sich ähnlich zu verhalten, wie das von Ascaris meg.

Auch das Grössenverhältniss der beiden Pronuclei zu einander ist je nach dem Objekt ein ausserordentlich verschiedenes; so ist bei den Seeigeln der weibliche Pronucleus bedeutend grösser als der männliche, während sich bei Rhynchelmis nach Vejdowsky (124) das umgekehrte findet. Im Allgemeinen scheinen beide Pronuclei dieselbe Grösse zu besitzen, was auch bei Echinodermen vorkommen kann, z. B. bei Asterias nach Mathews (128), doch sind hierfür Beispiele aus den verschiedensten Klassen so zahlreich, dass ich sie nicht alle aufzählen kann. Bei den Nematoden dürften, soweit bis jetzt bekannt ist, die Pronuclei fast immer annähernd gleich gross sein, doch will ich hier erwähnen, dass bei den von mir untersuchten Rhabditisarten der männliche durchweg etwas grösser als der weibliche war. Bemerkenswerth ist nun, dass eine Verschmelzung der Pronuclei vor der Bildung der ersten Furchungsspindel nur bei solchen Eiern unzweifelhaft festgestellt worden ist, wo die beiden Pronuclei von sehr ungleicher

Grösse sind; meiner Ansicht nach dürfte die Verschmelzung gerade diesem Umstande zugeschrieben werden. Daraus nun, dass eine solche Verschmelzung der Pronuclei vor der Bildung der Furchungsspindel nur vereinzelt vorkommt, darf wohl der Schluss gezogen werden, dass die Verschmelzung kein Erforderniss für die Befruchtung ist. Für Ascaris meg., drei Rhabditisarten, Diplogaster longicauda und Macrobiotus macronyx kann ich auf Grund eigener Beobachtungen die Verschmelzung der Pronuclei (als Regel) ganz entschieden in Abrede stellen und stimme also, in Bezug auf diesen Punkt, mit van Beneden durchaus überein. Dasselbe geht übrigens für die Nematoden schon aus den älteren Abbildungen Bütschli's (28) und Auerbach's[1]) mit Sicherheit hervor und hat van Beneden (5) später diese Thatsache O. Hertwig gegenüber betont. Bei Ascaris meg. haben alle späteren Untersucher mit Ausnahme von O. Zacharias (130, 131) van Beneden's Angaben bestätigt. Damit ist aber durchaus nicht gesagt, dass keine Durchdringung der Substanzen beider Pronuclei überhaupt erfolgt, denn schliesslich verschwinden die Membranen oder Kernaussenschichten der beiden Vorkerne und es geht eine einheitliche erste Fruchungsspindel zum grossen Theil aus dem Kernmaterial beider Pronuclei hervor. Der wesentliche Unterschied zwischen dem Ascarisei und dem Seeigelei besteht eben nur darin, dass bei dem Seeigelei der Spermakern frühzeitig, ohne zu einem typischen männlichen Pronucleus anzuschwellen, mit dem weiblichen Pronucleus verschmilzt, während beim Ascarisei der Spermakern sich zu einem wirklichen männlichen Vorkern umbildet, welcher annähernd dieselbe Grösse und Structur wie der weibliche zeigt und während der Spindelbildung längere Zeit neben dem weiblichen Vorkern bestehen bleibt.

Während die fertige erste Furchungsspindel stets zum Theil aus der achromatischen Substanz beider Vorderkerne gebildet wird und nach Schwund der Vorkernmembranen sich nicht mehr bestimmen lässt, welcher Theil der sogenannten Mantelfasern männlicher, welcher weiblicher Herkunft ist, kann man öfters in ihrer Aequatorialplatte die männlichen von den weiblichen Chromosomen unterscheiden. Van Beneden (7) und Boveri (17)

1) Organologische Studien. II. Heft. Breslau 1874.

haben dies beim Ascarisei, Boveri, Rückert, Häcker bei anderen Objekten nachgewiesen. Aber auch in den Furchungszellen treten wieder zwei getrennte Chromosomengruppen auf, sodass die Vermuthung nahe liegt, dass das väterliche und mütterliche Chromatin längere Zeit, d. h. während mehrerer Zellgenerationen, welche sämmtlich durch Theilung der befruchteten Eizelle entstanden sind, getrennt bleibt. Diese zwei Chromatingruppen der Kernplatten sind nicht nur bei Ascaris meg., wo ich sie selbst an Furchungszellen beobachtet habe, sondern auch bei anderen Objekten, von den schon genannten Autoren konstatirt worden. Während diese Thatsache für die erste Furchungsspindel darauf zurückgeführt werden könnte, dass die beiden Vorkerne noch lange nach der ersten Anlage der gemeinsamen Spindel getrennt erhalten bleiben und auch die zugehörigen Schleifen längere Zeit getrennt bleiben, kann dieselbe Erklärung nicht auf die späteren Furchungsspindeln angewendet werden. Weiter kommen hier die Beobachtungen von Herla (16) und R. Zoja (136) über die Kreuzung zwischen der Varietät bivalens und univalens von Ascaris meg. in Betracht. Es wurde nämlich festgestellt, dass Eier von biv. durch Spermatozoen von univalens befruchtet wurden und dass die Aequatorialplatten der ersten Furchungsspindel und späterer Furchungsspindeln stets nur 3 Kernschleifen enthielten. Zoja sah ausserdem, dass eine der drei Schleifen und zwar in der ersten Furchungsspindel die vom Spermakern gelieferte beträchtlich kürzer und dünner als die zwei anderen weiblichen war. Aus allen diesen Beobachtungen geht mit Bestimmtheit hervor, dass bei den betreffenden Objekten in der ersten Furchungsspindel keine Vermengung der chromatischen Bestandtheile der Vorkerne erfolgt. Diesbezügliche Beobachtungen an Ascaris meg. haben Boveri dazu veranlasst, die von Rabl begründete Hypothese der Individualität der Chromosomen zu formuliren. Wenn auch die erwähnten Thatsachen eine derartige Annahme rechtfertigen, so lässt sich aber, wie van Beneden schon betont hat, die Individualität der Chromosomen nicht continuirlich verfolgen, weil zwischen den einzelnen Zelltheilungen des Furchungsprozesses immer Ruhestadien des Kernes eingeschoben sind, während welcher die Furchungskerne das typische Gerüstwerk des ruhenden Kernes zeigen, in welchem einzelne chromatische Elemente nicht mehr unterschieden werden können. Berücksichtigt

man die Art und Weise, wie Kerne verschiedenster Art nach der Theilung sich reconstruiren, nämlich dadurch, dass die einzelnen oder mehrere Chromosomen zusammen rundliche oder mehr oder weniger in die Länge gestreckte Bläschen oder Schläuche bilden, welche sich untereinander vereinigen, so ist es begreiflich, dass, besonders wenn eine neue Theilung bald eintritt, die einzelnen Componenten des reconstruirten Kernes ihre Individualität wahren, während im Gegentheil in anderen Fällen, wo die Theilung erst auf ein längeres Ruhestadium folgt, eine vollständige Verschmelzung und Vermengung der Substanzen der einzelnen Bläschen stattfinden kann.

In den letzten zwei Jahren ist die Frage von dem Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung wieder in den Vordergrund getreten. Vejdowsky (125) gebührt das Verdienst, zuerst gegen die allgemeine Gültigkeit der Fol'schen Centrosomenquadrille aufgetreten zu sein, er betont, dass ein solcher Vorgang gar nicht mit den von ihm an den Rhynchelmiseiern beobachteten Thatsachen in Uebereinstimmung gebracht werden könne. Ebenso wenig lassen sich die letzten Mittheilungen Fol's mit seinen früheren Angaben über dasselbe Objekt und mit den Beobachtungen O. Hertwig's und Boveri's (18) vereinigen. Es sind nun eine ganze Reihe von neuen Arbeiten erschienen, welche sich mit dem Vorkommen und der Rolle der Centralkörper während der Befruchtung befassen. Wilson und Mathews (128, 129), Boveri (19), Kostanecki (81, 82), Hill (74), Field (49) und Reinke (107) haben speciell Fol's Objekt die Echinodermeneier einer Prüfung unterzogen. Alle bis auf Kostanecki und Reinke stellen das Vorkommen einer Centrosomenquadrille entschieden in Abrede und Kostanecki ist neuerdings mit Wierzejski durch Untersuchung der Eier eines Süsswasserpulmonaten Physa fontinalis zu dem gleichen Schlusse gelangt. Reinke giebt die Möglichkeit des von Fol beschriebenen Prozesses zu, hat aber selbst keine einzige Beobachtung gemacht, welche in diesem Sinne verwerthet werden könnte. Ich selbst habe die Befruchtung an den Eiern von Echinus microtuberculatus studirt und habe mich überzeugen können, dass das Centrosom ausschliesslich vom Spermatozoon geliefert wird. Das gleiche lehren die Arbeiten von O. Meyer (92) an Nematodeneiern (Strongylus tetracanthus), Mead (88) (Anneliden), Hill (Ascidien) (74), Fick (48) (Axo-

lotl), Sobotta (118) Maus. Eigene Untersuchungen an Ascaris megalocephala, Rhabditis teres, dolichura und Pellio, Diplogaster longicauda und Macrobiotus macronyx führten mich zu demselben Ergebniss[1]). Eine Reihe von theils älteren, theils neueren Untersuchungen, bei welchen meistens nur die Strahlung um den Centralkörper, nicht das Centrosom selbst beobachtet wurde, bestätigen die Angaben der bereits aufgezählten Forscher, so die Untersuchungen von O. Hertwig, Fol und Boveri an sehr verschiedenen Objekten, Coelenteraten, Echinodermen, Würmern, Mollusken, Vejdowsky (124) Anneliden, Korschelt (80) desgleichen, Mark (87) und Platner (97) Pulmonaten, Henking (62) Insekten, Rückert (109) Copepoden, Böhm (11) Forelle.

Ausser von Fol ist eine Centrosomenquadrille von Conklin (36) bei einem Prosobranchier (Crepidula) und in etwas abweichender Form von Guignard bei den Liliaceen beschrieben worden. Conklin's Angaben dürften, wie bereits Kostanecki und Wierzejski (82) auseinandergesetzt haben, eine ganz andere Deutung erfahren als diejenige, welche er selbst gegeben hat; das gleiche gilt von denen Blanc's (9) über die Forelle und van der Stricht's (122) über Amphioxus und lassen sich die Abbildungen

1) Bei Rhabditis dolichura, einer hermaphroditischen kleinen Nematodenart und bei Rhabditis pellio, welche im Regenwurm parasitirt, beobachtete ich widerholt am lebenden Ei den Vorgang der Befruchtung. Die beiden Richtungskörper werden nach der Besamung unter sehr ausgesprochenen Strömungen des Eiplasmas ausgestossen und zwar am inneren (dem Receptaculum seminis zugewendeten) Eipol. Am entgegengesetzten Eipol bildet sich der männliche Pronucleus, in dessen Nähe, wenn der weibliche Vorkern ausgebildet ist und allmählich dem Eicentrum sich nähert, ein deutliches Centroplasma auftritt, dieses entwickelt bald eine Strahlung, theilt sich unter Bildung einer rein protoplasmatischen Spindel, ehe die beiden Pronuclei sich aneinandergelagert haben. Während der Aneinanderlagerung der Vorkerne, die sich bald gegenseitig abplatten, rückt die Spindel seitlich zwischen dieselben und stellt sich senkrecht zu der Ebene ein, welche durch die Vorkernmittelpunkte gelegt ist. Die erste Furchungsspindel bildet sich wie bei Ascaris meg., ehe die Vorkernmembranen aufgelöst sind. Erst wenn die Furchungsspindel anfängt sich zu strecken, verschwinden die Membranen zuerst an den Polen und schliesslich ganz. Dasselbe konnte ich an abgetödteten und gefärbten Eiern von Diplogaster und Rhabditis teres nachweisen und auch die Centrosomen deutlich machen.

ungezwungen mit dem in Einklang bringen, was beispielsweise an den Eiern von Physa festgestellt wurde. Es dürfte nämlich die frühzeitige Theilung des Spermacentrosoms, welches auch sehr weit vom Spermakern oder dem sich entwickelnden männlichen Pronucleus fortrücken kann, zu Verwechslungen geführt haben. Wie verschieden sich das Spermatocentrum in Bezug auf sein Freiwerden (welches durch den Zerfall des Spermatozoons bedingt wird) seine Lagerungsbeziehungen zum männlichen Vorkern, seine Theilung und die Bildung der jungen Furchungsspindel bei einem und demselben Objekt unter Umständen verhält, zeigen die bereits citirten Arbeiten von Meyer (92) und Kostanecki und Wierzejski (82). Dieselbe Variabilität konnte ich an den Eiern der kleinen Nematoden konstatiren, wo das Centrosom gewöhnlich erst nach der Auseinanderlagerung der Pronuclei eine Strahlung entwickelt und sich theilt, ausnahmsweise aber dies während der Bildung des weiblichen Vorkernes thut. Auch bei Ascaris meg. konnte ich derartige, wenn auch weniger ausgeprägte Schwankungen beobachten, allerdings nur an Präparaten, während diese Eigenthümlichkeiten an den Eiern kleiner Nematoden am lebenden Objekt festgestellt werden konnten. In gleicher Weise dürften die ganz vereinzelt stehenden Angaben Wheeler's über die Befruchtung von Myzostoma (127) zu deuten sein, wo das Centrosom resp. die Centrosomen der Furchungsspindel vom Eikern stammen sollen. Wahrscheinlich wird hier das Centrosom sehr bald nach dem Eindringen des Spermazoons frei, rückt vom Spermakern weit fort, theilt sich und tritt dann nahe an den weiblichen Vorkern heran, während der männliche weit abliegt. Vielleicht wird es noch gelingen, durch lückenlose Beobachtungen des Befruchtungsvorganges am Myzostomaei eine Uebereinstimmung zu erzielen. Was Guignard's Resultate bei höheren Pflanzen anbelangt, so müssen dieselben um so skeptischer beurtheilt werden, als es bis jetzt Niemandem gelungen ist, auch nur Centrosomen überhaupt in den Zellen höherer Pflanzen mit Sicherheit nachzuweisen. Aus dem Auseinandergesetzten ist man, soweit unsere jetzigen Erfahrungen reichen, berechtigt den Schluss zu ziehen, dass zwar beiden Vorkernen ein Centrosom zukommt, jedoch die Pole der ersten Furchungsspindel ausschliesslich von dem Spermatocentrosom geliefert werden.

Dasselbe Resultat liefern die experimentellen Untersuchungen, welche über Befruchtung angestellt worden sind. Versuche der Gebrüder Hertwig haben gezeigt (68), dass durch Einwirkung gewisser Gifte, von Kälte und Hitze, die Vereinigung der Pronuclei bei Seeigeleiern verhindert werden kann und dass jeder der beiden sich unabhängig zur Theilung anschickt. Boveri (15) hat mitgetheilt, dass er durch Schädigung der Spermatozoen bewirkt hat, dass die Verschmelzung der Pronuclei ebenfalls (bei Seeigeleiern) nicht stattfand, dabei blieb der Spermakern an der Peripherie des Eies liegen, während das Centrosom bis zum weiblichen Vorkern eindrang, sich theilte und die Theilung des weiblichen Pronucleus bewirkte, welcher sich dann wie ein Furchungskern verhielt. Derartige Eier furchten sich eine Zeit lang normal, wobei der Samenkern unverändert in einer der Furchungszellen nachzuweisen war, schliesslich aber mit dem Kern der Furchungszelle verschmolz. Ferner hat Boveri (15) gezeigt, dass ein Samenfaden, welcher in ein kernloses Eistück eindringt, dasselbe befruchtet und sich furchen lässt, indem der Spermakern sich zu einer Spindel umbildet. Wenn auch diese Furchung nicht zur Entwicklung einer Larve (mit rein väterlichem Charakter) führen sollte, wie Boveri behauptet hat und neuerdings bestritten worden ist, so kann doch eine Blastula aus dem Eistück entstehen, wie Morgan und letzthin Ziegler (134) bestätigt haben. Umgekehrt kann der weibliche Eikern für sich allein Theilungserscheinungen zeigen. Ich erinnere an die schon besprochenen Versuche von R. Hertwig an reifen, nicht befruchteten Seeigeleiern. Neuerdings hat Ziegler (134) normal befruchtete Echinodermeneier in zwei Stücke zerlegt, von denen das eine den männlichen, das andere den weiblichen Vorkern enthielt. Das männliche Stück theilt und furcht sich in eine grössere Anzahl von Zellen, während das weibliche Stück sich nicht theilt. Der weibliche Pronucleus verschwindet und es bilden sich eine oder wahrscheinlich zwei Attractionssphären, nach einiger Zeit verschwinden die Strahlungen und der Kern kehrt zur Ruhe zurück. Diese Erscheinungen wiederholen sich mehrmals, bis das ganze Eistück schliesslich zerfällt. Sowohl die Beobachtung des normalen Furchungsprozesses, als auch der experimentell beeinflusste Vorgang berechtigen zu dem Schluss, dass sowohl das Spermatozoon, wie die reife Eizelle einen

Centralkörper besitzen [1]), dass aber bei der Befruchtung oder Bildung einer den beiden Pronucleis gemeinsamen ersten Furchungsspindel die Centrosomen von dem Samenkörper geliefert werden.

Fragt man sich, worauf der Prozess der Befruchtung beruht, so muss erstens hervorgehoben werden, dass bei Metazoen zwei völlig gleichwerthige Zellen miteinander verschmelzen, wovon jede einen Zellleib, einen Kern und ein Centrosom enthält. Die Unterschiede zwischen dem Ei und dem Spermatozoon bestehen darin, dass das Ei verhältnissmässig grösser ist und eine Menge von Nahrungsmaterial Deutoplasma besitzt, während der Samenkörper viel kleiner ist, wenig Protoplasma und noch weniger Deutoplasma enthält und das Chromatin seines Kernes ausserordentlich condensirt ist. Dieser Contrast zwischen Ei und Spermatozoon lässt sich auf verschiedenen Wegen erklären. Zunächst zeigt die Entwicklungsgeschichte, d. h. die Ovo- und Spermatogenese wie die Grössenunterschiede zu Stande gekommen sind. Die Spermatogonie macht gewöhnlich ein Stadium der Ruhe durch, wächst aber nicht sehr beträchtlich heran, bis sie als sog. Spermatocyte I. Ordnung sich zweimal hintereinander ohne eingeschobenes Ruhestadium theilt und auf diese Weise vier gleich grosse Spermatoden liefert, welche sich zu vier Spermatozoen umwandeln. Die Ovogonie dagegen wächst sehr beträchtlich an zur Ovocyte I. Ordnung, entwickelt eine grosse Menge von Deutoplasma und erst kurz vor oder nach der Besamung theilt sie sich zweimal hintereinander ohne Ruhepause, wodurch einerseits das reife Ei, anderseits die Richtungskörper entstehen. Während das reife Ei von dem Ovocyten I. Ordnung sich kaum in der Grösse unterscheidet, sind die Richtungskörper beträchtlich kleiner. Weiter zeigt das vergleichende Studium die Befruchtungserscheinungen bei den Einzelligen, dass zunächst ganz gleichgeartete und äquivalente Zellen mit einander verschmelzen,

1) Vom Rath (104) und Kostanecki (81) haben bei der Copulation der sog. Vorkerne des Seeigeleies auf der dem Spermacentrum entgegengesetzten Seite des weiblichen Vorkerns zwei centrosomenartige Körperchen beobachtet, welche zuweilen durch einen Faden zusammenhingen. Sie deuten diese Körperchen, wie mir scheint, auf ganz plausible Weise, als das getheilte Centrosom des proximalen Endes der zweiten Richtungsspindel oder als Centrosomen des fertigen Eikernes (weiblichen Pronucleus).

allmählich macht sich ein Unterschied in der Grösse und in der Beweglichkeit geltend, indem die befruchtende Zelle immer kleiner, compendiöser gebaut und beweglicher ist, während die zu befruchtende stetig grösser, unbeweglicher wird und Nahrungsmaterial in sich anhäuft. Beide Wege führen zu dem gleichen Schluss, nämlich, dass es zwei gleichwerthige vollkommene Zellen sind, welche entweder ganz miteinander verschmelzen oder gewisse Substanzen miteinander austauschen. Dasselbe gilt von den Kernen der beiden miteinander conjugirenden oder copulirenden Zellen, welche entweder ausgetauscht werden oder früher oder später zu der Bildung der ersten Furchungsspindel sich vereinigen. Fasst man einerseits die Spermatozoen, anderseits das reife Ei und die Richtungskörper als wirkliche Zellen auf, so ist gar kein Grund vorhanden, die sogenannten Vorkerne als Halbkerne zu betrachten, diese Auffassung ist auf rein speculativem Wege grossgezogen worden und dadurch entstanden, dass man die Zellnatur der Richtungskörper verkannt und die Sexualzellen in einen vollständigen Gegensatz zu den somatischen hat bringen wollen. Auch die zahlreichen, die so viel discutirte Reductionsfrage behandelnden Untersuchungen, welche übrigens keineswegs zu übereinstimmenden Resultaten geführt haben, dürften nicht dazu genügen, die Halbkernnatur der sogenannten Vorkerne zu begründen. Ganz abgesehen davon, dass man sich noch keineswegs darüber klar ist, ob und wann eine wirkliche Reduction des Chromatins eintritt, sprechen zahlreiche Thatsachen gegen das Schema, welches für die Ovogenese und Spermatogenese die Grundlage der Reductionstheorie bildet. So ist es z. B. nicht genügend festgestellt, dass überall nur 2 Generationen von Spermatocyten vorkommen, bei manchen Objekten werden deren 3 (vom Rath, Salamander[1]), Auerbach (1), Paludina beschrieben, bei anderen nur eine (Field, Echinodermen, J. S. Moore, Mammalia) beschrieben, auch sind Fälle bekannt geworden, wo die beiden letzten Theilungen nicht unmittelbar aufeinander folgen, sondern durch ein typisches Ruhestadium des Kernes voneinander getrennt werden (Moore, Elasmobranchier). Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die Zahl der

1) Letzthin giebt Meves (Arch. f. mikr. Anat. V. 48. 1896, Hft. 1) an, dass bei Salamandra in Uebereinstimmung mit den meisten Objekten nur zwei Generationen von Spermatocyten vorkommen.

Chromosomen schon vor den letzten zwei Theilungen reduzirt ist. Ebenso weicht die Richtungskörperbildung von dem Schema ab. Einerseits werden bei befruchtungsfähigen und bedürftigen Eiern manchmal zwei, manchmal nur ein Richtungskörperchen gebildet (Sobotta Maus) anderseits können eventuell auch drei gebildet werden (Garnault, loc. cit.). Sehr verschieden können sich die Richtungskörper befruchteter Eier bezüglich ihrer Theilung verhalten, da, wie schon auseinander gesetzt wurde, das erste, das zweite und vielleicht auch ein drittes sich und zwar karyokinetisch theilen können, sodass keine Uebereinstimmung in der Zahl der aus einer Spermatocyte I. Ordnung gebildeten Spermatozoen einerseits und aus einer Ovogonie I. Ordnung anderseits hervorgegangenen Richtungskörper plus reifes Ei zu herrschen braucht.

Es wird vielfach darüber gestritten, was eigentlich das wesentliche bei der Befruchtung ist und wann das besamte Ei als befruchtet betrachtet werden kann. Von Einigen wird die Vereinigung der Kernsubstanzen, von Anderen die Substitution des Spermacentrums an Stelle des Ovocentrums, von Dritten die Einführung eines neuen Archoplasmas, welches das abgenutzte des Eies ersetzen soll, als das ausschlaggebende betrachtet. Unsere jetzigen Kenntnisse über das Wesen der Befruchtung dürften meiner Ansicht nach nicht ausreichen, um diese Frage so kategorisch zu beantworten. Wenn auch bei manchen Einzelligen und allen Metazoen die Befruchtung durch Verschmelzung zweier gleichwerthigen Zellen zu einer einzigen erfolgt, so genügt doch bei vielen Einzelligen ein Austausch gewisser Substanzen, speziell der Kerne, ohne dass die Paarlinge dauernd zu einem Individuum sich vereinigten. Höchst wahrscheinlich aber lässt sich der Modus der Befruchtung, welcher auf blossem Austausch von Substanzen ohne Verschmelzung der Paarlinge zu einer Zelle beruht, von dem verbreiteteren Vorgang ableiten, wo zwei gleichwerthige Zellen zu einer verschmelzen und müsste man demnach derartige typische Fälle bei Einzelligen als Ausgangspunkt für die Beantwortung der Frage nach dem Wesen der Befruchtung benutzen, doch besitzen wir gerade darüber sehr spärliche Kenntnisse, meistens ist nur der allgemeine Verlauf der Verschmelzung bekannt und da, wo einiges über die feineren Vorgänge ermittelt worden ist, sind die Angaben zu lückenhaft, um daraus weitgehende Schlüsse ziehen zu können.

Was nun die Frage anbelangt, wann nach Eindringen des Spermatozoons die eigentliche Befruchtung stattfindet, so scheint sie mir dahin beantwortet werden zu können, dass die Befruchtung dann stattgefunden hat, wenn das Spermatzoon und das reife Ei ihre Individualität aufgegeben haben und zusammen eine einzige Zelle bilden. Bei dem Seeigelei ist dieser Zustand schon erreicht, wenn der Kern des Samenfadens mit demjenigen des reifen Eies verschmilzt, während wir in den meisten Fällen zwei annähernd gleich grosse und gleichgebaute Vorkerne aneinandergelagert finden; somit hätten wir eine Zelle mit zwei gleichwerthigen Kernen und einen Gegensatz zwischen dem Seeigelei einerseits und beispielsweise dem Ascarisei anderseits. Auch dieser Gegensatz lässt sich aufheben, wenn man die Befruchtung erst dann als stattgefunden betrachtet, wenn die erste Furchungsspindel fertiggestellt ist; wir haben dann eine einzige Zelle vor uns mit einer Spindel, welche die für die Art charakteristische Anzahl von Chromosomen in der ungetheilten Aequatorialplatte enthält.

Die ersten Theilungen.

Wir haben gesehen, dass das durch den Zerfall des Spermatozoon freigewordene Centrosoma zunächst einige Zeit in der Detrituszone liegen bleibt, sodann, wenn diese resorbirt ist, im gewöhnlichen wabigen Eiprotoplasma zu liegen kommt und sich in der Nähe der aneinandergelagerten Kerne theilt, während es sich zuweilen noch in der Detrituszone theilen kann. Diese Variabilität in dem Moment der Theilung des Centralkörpers ist nicht befremdend, da vielfach festgestellt worden ist, dass das Centrosom schon im eingedrungenen Spermatozoon getheilt ist und bei einem und demselben Objekt bezüglich der Theilung sich sehr verschieden verhalten kann (Physa, Echinodermeneier). Zunächst zeigt das ungetheilte Centrosom bei Ascaris keine Beziehungen weder zu dem einen, noch zu dem anderen Vorkern. Die Theilung erfolgt in der schon für zahlreiche andere Objekte festgestellten Weise, indem das Centrosom erst sich abplattet und eine etwa linsenförmige Gestalt annimmt, dann hantelförmig wird und schliesslich die Tochterkugeln auseinanderrücken, wobei sie längere Zeit durch einen ziemlich langen Faden verbunden bleiben, welcher in der Mitte einreisst, worauf die beiden

Fadenhälften je in das zugehörige Tochtercentrosom eingezogen werden. Der Theilungsmodus erinnert somit lebhaft an den verbreitetsten Typus der direkten Kerntheilung. Zunächst ist keine Modifikation in der Structur des die beiden Centrosomen umgebenden Eiplasmas zu bemerken, ebensowenig wie vorher bei dem ungetheilten Centralkörper; erst wenn die fadenförmige Verbindung zurückgebildet ist und die Tochtercentrosomen durch Zurückziehung je einer Hälfte des Verbindungsfadens grösser geworden sind und allmählich anwachsen, tritt um jedes Centrosom ein Centroplasma auf. Dasselbe verdient in vorliegendem Falle den Namen Sphäre vollkommen, da es kugelig ist und zunächst keine Strahlen zeigt, dagegen zeigen die es zusammensetzenden Alveolen eine ausgeprägte Anordnung zu concentrischen Kugelschalen. Ferner sind weder die beiden Centrosomen, noch die beiden Centroplasmen durch Alveolenzüge miteinander verbunden, es ist noch keine sogenannte Centralspindel angelegt. Die beiden kugeligen Centroplasmen oder Sphären sind dicht aneinandergelagert und berühren sich in einem Punkte. Die beiden Pronuclei haben sich gewöhnlich schon vorher einander genähert, berühren sich jedoch nicht und zeigt die Verbindungslinie der beiden Centrosomen gewöhnlich noch keine Beziehung zu derjenigen der Mittelpunkte beider Pronuclei. Allmählich rücken beide Centrosomen mit ihren Sphären zwischen die Pronuclei hinein und stellt sich schliesslich ihre Verbindungslinie senkrecht auf die Ebene ein, welche durch den Eimittelpunkt und die Mittelpunkte der beiden Vorkerne gelegt ist. Jedoch kann diese Einstellung der späteren Spindelaxe schon bedeutend früher erfolgen, da ich auch Fälle beobachten konnte, in welchen die noch sehr kleinen, durch den Faden miteinander verbundenen Centrosomen bereits die geschilderten Lagerungsbeziehungen zu den Pronucleis zeigten. Ist die Einstellung erfolgt, so schwellen die Centralkörper noch bedeutender an und es bilden sich zwischen beiden Alveolenzüge aus, welche erst radiär von je einem Centrosom ausgehen, sehr bald aber ununterbrochen die Pole miteinander verbinden und dadurch, dass sie stark nach aussen gebogen sind, eine kurze sogenannte Centralspindel erzeugen. Die beigegebenen Schemata erläutern das Wachsthum der Spindel und zeigen, wie sie, erstens durch das Auseinanderweichen der Centralkörper wächst und zweitens dadurch, dass die Centralkörper im Bogen

von der Peripherie nach dem Centrum des Eies rücken, mit ihrer Axe sich immer mehr der Verbindungslinie der Vorkernmittelpunkte nähert, bis sie schliesslich senkrecht darauf zu stehen kommt. Mittlerweilen sind auch die sogenannten Mantel- oder Zugfasern in der bereits genauer erörterten Weise gebildet worden. Schliesslich rückt die ganze Figur nach Auflösung der Vorkerne nach dem Eimittelpunkt zu, den sie gewöhnlich annähernd mit dem Mittelpunkt ihrer Kernplatte einnimmt.

Es besteht demnach, wie van Beneden und Neyt (7) angegeben haben, ein gesetzmässiges Verhältniss zwischen den Verbindungslinien der Centrosomen beziehungsweise den Spindelpolen und der Verbindungslinie der Vorkernmittelpunkte. Abgesehen von den Stadien, welche der Spindelanlage vorausgehen, konnte ich nur wenige Ausnahmen von der Regel beobachten, übrigens in verschwindender Anzahl, sodass ich in Bezug auf diesen Punkt in vollständigem Gegensatz zu Boveri stehe, welcher das Vorhandensein derartiger Beziehungen geradezu leugnet (17). Diesen Gegensatz könnte ich mir nur so erklären, dass eine sehr grosse Variabilität in den ersten Entwicklungsvorgängen des Ascariseies herrscht, doch scheint mir diese Annahme aus mehreren Gründen unwahrscheinlich. Zunächst untersuchte ich die Eier einer grösseren Anzahl von Individuen, welche in Abständen von mehreren Wochen conservirt wurden, und bei allen fand ich die gleichen Verhältnisse. Zweitens stimmen meine Befunde mit denen van Beneden's im grossen Ganzen überein. Drittens konnte ich dieselbe Gesetzmässigkeit bei den Eiern der kleinen Nematoden, welche ich im Leben und abgetödtet beobachtete, constatiren. Das geschilderte Verhältniss zwischen Spindel und Vorkernaxe dürfte übrigens auch bei allen Eiern, bei welchen die Pronuclei annähernd gleich gross sind, bestehen, wenigstens geht dies aus den Abbildungen einer ganzen Anzahl neuerer Arbeiten hervor: Mathews (Asterias), Mead (Chaetopterus), Kostanecki und Wierzejski (Physa), Hill (Tunicaten), van der Stricht (Amphioxus), Sobotta (Maus). Auch eine Anzahl älterer Arbeiten zeigen das gleiche: Bütschli (29) Nephelis, Mark Limax, Boveri (18) Pterotrachea, Phillirhoe, Cionia. Wenn auch bei diesen Objekten die Einstellung der Spindel nicht so früh zu erfolgen scheint, wie bei Ascaris, so dürfte sie doch regelmässig auftreten, ehe die Vorkerne ihre

Individualität aufgeben, ferner scheint mir die Lagerung der Spindel zwischen den Pronucleis und so, dass jedes Centrosom von beiden Vorkernen gleich weit entfernt ist, eine gleichmässige Einwirkung der Centralkörper auf die Substanz der Pronuclei zu ermöglichen oder vielmehr eine nothwendige Voraussetzung des Zustandekommens der fertigen Furchungsspindel zu bilden.

In anderer Beziehung weichen meine Befunde nicht unerheblich von denen van Beneden's ab. Zunächst habe ich zwei Centrosomen mit zugehörigen Centroplasmen viel später als van Beneden und Neyt auftreten sehen, erst wenn die Vorkerne ganz ausgebildet und aneinander gerückt sind, ferner haben die beiden belgischen Forscher die extranucleäre Centralspindel beim ungetheilten Ei nicht beobachtet. Von dem Vorkommen der Cercles polaires und subéquatoriaux habe ich mich nicht überzeugen können. Wo dieselben auf den Photogrammen v. B. u. N. zu sehen sind, finde ich sie nur schwach und meistens asymmetrisch angedeutet, sodass man vermuthen könnte, dass sie durch Schrumpfung hervorgerufen wären. Bei anderen Eiern und Zellen, welche ich im Leben oder auf Präparaten während der Theilung studirt habe, war nichts zu sehen, was für das Vorhandensein derartiger Bildungen spräche, die doch sehr verbreitet sein müssten, falls ihnen die Bedeutung zukäme, welche ihnen von van Beneden zugesprochen wird. Speziell die Eier kleiner Nematoden, welche bezüglich der Befruchtung prinzipiell dem Ascarisei entsprechen und bei welchen man den Verlauf der Befruchtung und der ersten Theilungen bequem am lebenden Objekt verfolgen kann, zeigten wohl lebhafte amöboïde Veränderung der Oberflächencontour, doch keine Einschnürungen, welche den Cercles subéquatoriaux oder polaires entsprächen. Ich habe schon früher hervorgehoben, wie viele Gründe gegen die Muskelfibrillen-Theorie sprechen und fällt die Bedeutung der Polar- und Subäquatorialkreise mit der Annahme, dass die contractilen Strahlen an der Eioberfläche inseriren. Auch in einem weiteren Punkte stimme ich mit Boveri überein, bei der fertigen ersten Furchungsspindel (und weiteren Fsp.) finde ich, dass die Centralkörper stets auf einer durch die Mitte der Aequatorialplatte geführten senkrechten Axe liegen.

Was den Modus der Kernplatte anbelangt, so habe ich sowohl den typischen wie den heterotypischen beobachtet, glaube aber

mit Boveri, dass es sich beim Ascarisei nur um unwesentliche Variationen handelt, welche hier weit weniger von einander abweichen, wie bei den Hodenzellen des Salamanders, für welche diese Bezeichungen von Flemming eingeführt worden sind.

Bezüglich des Ursprungs der sogenannten Verbindungsfasern bin ich zu der jetzt vorherrschenden Ansicht gelangt, dass sie aus Kernsubstanz, speziell aus dem Linin entstehen. Dafür spricht der etwas ansehnlichere Durchmesser der sie bildenden Alveolenzüge und ihre grössere Färbbarkeit im Verhältniss zu dem des Cytoplasmas. Ihre Entstehung führe ich auf die gegenseitige Einwirkung der auseinanderweichenden Chromosomen auf das zwischenliegende wabige Linin zurück, welches zu Längszügen sich anordnet. Dementsprechend bestünde die Lame intermédiaire van Beneden's, welche sehr deutlich auf meinen Präparaten auftritt, aus einer einfachen Alveolenlage und ebenfalls aus Linin. Somit ist kein Gegensatz zwischen den Verbindungsfasern und den Spindelfasern vorhanden, welche ja theilweise auch aus Lininwabenzügen entstehen. Die sogenannte Zellplatte des Ascaridencies entspricht den aneinandergelagerten Alveolarschichten der gegenseitig sich abplattenden Furchungszellen, wie bereits Bütschli (31) vermuthet hat. Auf diese Art lässt sich die Entstehung und Spaltung dieser sogenannten Zellplatte, welche keineswegs mit der Bildung, welche gewöhnlich in derselben Weise bezeichnet wird, verwechselt werden darf, leicht erklären. Einen Zwischenkörper oder „plaque fusorielle", welcher gewöhnlich als das Homologen der Pflanzenzellplatte aufgefasst wird, habe ich beim Ascarisei jetzt auch finden können und zwar ungefähr so, wie Herla (66) ihn beschrieben und abgebildet hat, nämlich als ein kleines linsenförmiges Gebilde in dem Hohlraum, welcher zwischen den zwei ersten Furchungszellen entsteht und von van Beneden als „corps lenticulaire" bezeichnet wurde, und auch auf früheren Stadien an der Stelle, wo das System der Verbindungsfasern eingeschnürt ist. Ueber die Bildung des Zwischenkörpers kann ich leider nichts Näheres mittheilen. Dass die Bildung eines Hohlraumes zwischen den Tochterzellen die Existenz eines „Zwischenkörpers" nicht ausschliesst, wie ich früher glaubte, haben mich die Epithelzellen der Salamanderlarve gelehrt [1]).

1) Kostanecki (82 b) hebt meinen früheren Angaben gegen-

Bei der Zelltheilung habe ich den linsenförmigen Körper (corps lenticulaire van Beneden's) gesehen, dessen Bildung Herla (66) ausführlicher dargestellt hat. Der linsenförmige Körper entspricht keineswegs einem Zwischenkörper und ist auch nicht, wie Herla vermuthet, ein wichtiges besonderes Gebilde, sondern ein Hohlraum, welcher sehr häufig zwischen zwei aus einer Theilung hervorgegangenen Tochterzellen, die einander gegenseitig stark abplatten, entsteht und wurde schon öfters bei anderen Objekten beobachtet und richtig aufgefasst. Auch bei den Eiern kleiner Nematoden konnte ich am lebenden Objekt zuweilen das Auftreten eines derartigen Hohlraumes zwischen den beiden ersten Furchungszellen feststellen.

Wenn auch Furchungszellen, Sexualzellen und somatische Zellen verschieden lang bei und nach ihrer Theilung durch die sogenannten Verbindungsfasern miteinander in Zusammenhang stehen, geht doch diese Verbindung schliesslich zurück und liegen keine Gründe vor, um mit Sedgwick anzunehmen, dass alle Zellen eines Organismus von vornherein miteinander zusammenhängen. Im Gegentheil sprechen die Thatsachen entschieden gegen eine derartige Annahme, da man sich überzeugen kann, wie bei Theilung die Tochterzellen gegen die Theilungsaxe eine Drehung ausführen, wobei die etwa vorhandene Zellbrücke in zwei getrennte Stücke zerlegt wird. Auch die Beobachtung der Furchung im Leben zeigt, wie die einzelnen Furchungszellen die mannigfaltigsten Verlagerungen erfahren und gegenseitig aneinander hingleiten, was bei einer dauernden Verbindung unmöglich wäre. Damit soll ein Zusammenhang der einzelnen Zellen auf späteren Stadien oder in Geweben durchaus nicht in Abrede gestellt, wohl aber hervorgehoben werden, dass derselbe nichts primäres ist, sondern secundär und unabhängig von der karyokinetischen Spindel erfolgt.

Die Theilung der zwei ersten Furchungszellen des Ascaris-

über hervor, dass beim Ascarisei ein Zwischenkörper vorkommt, nimmt aber auf Herla's diesbezügliche Angaben keine Rücksicht. Es ist mir jetzt gelungen einen Zwischenkörper in den Verbindungsfasern nachzuweisen, jedoch finde ich ihn auch stets in dem linsenförmigen Hohlraum, wie Herla beschreibt, also zu einer Zeit, wo nach Kostanecki der Zwischenkörper verschwunden ist.

eies vollzieht sich, abgesehen von dem Umstand, dass hier im Gegensatz zu dem befruchteten Ei nur ein Kern in jeder Zelle vorhanden ist, prinzipiell in übereinstimmender Weise mit der ersten Theilung. Das Centrosom der Tochterkerne theilt sich ausnahmsweise schon bei dem Auseinanderweichen der Tochterplatten der Eizelle, gewöhnlich aber erst, wenn die Furchungskerne gebildet sind und sich zur zweiten Theilung anschicken. Auch hier tritt die Centralspindel erst auf, wenn die Tochtercentrosomen auseinanderweichen und anwachsen.

Heidelberg, den 8. Januar 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV.

1. Spermatozoen aus dem Uterus, Schnitt. Alkohol, Eisessig, Säurefuchsin. E.-A.-H nach Heidenhain. Vergr. 750. Imm. Ap. 2 mm Zeiss. Proj. Oc. 2.
2. Dasselbe.
3. Spermatozoon. Alkohol, Eisessig. Vesuvin, Jodgrün, verdünntes Glycerin. Toto. Vergr. 1500. Proj. Oc. 4.
4. Ovocyte erster Ordnung. Alkohol, Eisessig. Vesuvin, Jodgrün, verdünntes Glycerin. Toto. Vergr. 750.
5. Eindringen des Spermatozoons. Umwandlung des Glanzkörpers. Alkohol, Eisessig. Vesuvin, Jodgrün, verdünntes Glycerin. Toto. Vergr. 750.
6. Dasselbe.
7. Dasselbe.
8. Zerfall des Spermatozoons, Centrosoma frei. Schnitt, Alkohol, Eisessig, Säurefuchsin. E.-A.-H. nach Heidenhain. Vergr. 750.
9. Eingedrungenes Spermatozoon mit abgerundetem Glanzkörper. Alkohol, Eisessig. Vesuvin, Jodgrün, verdünntes Glycerin. Tot. Vergr. 1500.
10. Zerfall des Spermatozoons. Detrituszone, links Centrosom. Schnitt. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Benda. Vergr. 1500.
11. Bildung des zweiten Richtungskörpers, zweite Richtungsspindel. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Benda. Vergr. 1500.
12. Dasselbe, zweiter Richtungskörper abgeschnürt. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Benda. Vergr. 1500.
13. Männlicher Pronucleus. Centrosom. Detrituszone. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Heidenhain. Vergr. 1500.

14. Aneinanderlagerung der Pronuclei. Querschnitt. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Heidenhain. Vergr. 1500.
15. Ein Centrosoma kurz nach der Theilung zwischen den Pronucleis. Querschnitt.
16. Theilung des Centrosomas, die Verbindungslinie ist schon eingestellt. Frontalschnitt. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Heidenhain. Vergr. 1500.
17. Das Chromatin der Pronuclei concentrirt sich an der Peripherie. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Heidenhain. Vergr. 1500.
18. Schleifen gebildet. Frontalschnitt.
19. Theilung des Centrosomas. Bildung der Centroplasmen. Sagittalschnitt.

Tafel XVI.

Sämmtliche Figuren mit Ausnahme von 11 nach Schnitten. Conservirung in Alkohol, Eisessig. Färbung Säurefuchsin. E.-A.-H. nach Heidenhain oder Benda. Vergr. 1500. Proj. Oc. 4.

Fig. 1. Centrosomen eingestellt. Centroplasmen gebildet.
Fig. 2. Bildung der Spindelfasern innerhalb der Pronuclei.
Fig. 3. Kernmembranen, an den Polen aufgelöst.
Fig. 4. Kernmembranen, fast ganz aufgelöst. Streckung der Spindel.
Fig. 5. Kernmembranen, ganz aufgelöst.
Fig. 6. Die Spindelpole sind noch weiter auseinandergewichen, excentrische Lage der Spindel, nur eine Gruppe der Chromosomen getroffen.
Fig. 7. Die Aequatorialplatte ist fast fertig.
Fig. 8. Fertige Spindel, das Ei ist schon länglich geworden. Polstrahlen schon theilweise rückgebildet.
Fig. 9. Fertige Spindel, das Ei ist noch rund. Maximum der Strahlung.
Fig. 10. Die Tochterplatten weichen auseinander, jedoch ist das Ei noch nicht in die Länge gestreckt.
Fig. 11. Fertige Spindel. Totopräparat. Vesuvin, Jodgrün. Verd. Glycerin. Nur ein Centralkörper scharf eingestellt.
Fig. 12. Querschnitt durch die ungetheilte Aequatorialplatte, welche deutlich aus zwei Schleifengruppen zusammengesetzt ist.
Fig. 13. Dasselbe. Zusammensetzung der Aequatorialplatte aus zwei Gruppen nicht deutlich.
Fig. 14. Auseinanderweichen der Tochterplatten, das Ei ist länglich, sog. Verbindungsfasern wabig.
Fig. 15. Zelltheilung.

Tafel XVII.

Alle Figuren mit Ausnahme von Fig. 1 nach Schnitten. Conservirung: Alkohol, Eisessig. Färbung: Säurefuchsin E.-A.-H nach Heidenhain oder Benda. Vergr. 1500.

Fig. 1. Zelltheilung. Toto. Färbung: Vesuvin, Jodgrün. Nur ein Centrosom scharf eingestellt, helles Höfchen.

Fig. 2. Tochterkerne, fast fertig.
Fig. 3. Reconstruction der Tochterkerne.
Fig. 4. Abplattung der beiden Furchungszellen, Auftreten des linsenförmigen Hohlraumes zwischen ihnen. Zwischenkörper.
Fig. 5. Die zwei ersten Blastomeren schicken sich zur Theilung an, extranucleäre „Centralspindel".
Fig. 6. Dasselbe, in der grösseren Blastomere ist die Kernmembran aufgelöst.
Fig. 7. Dasselbe, linsenförmiger Hohlraum.
Fig. 8. Spindel, fast fertig.
Fig. 9. Die untere Spindel fertig, in der oberen Auseinanderweichen der Tochterplatten.
Fig. 10. Die eine Spindel im Querschnitt.

Literatur-Verzeichniss.

1. Auerbach, L., Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara. In Jenaischer Zeitschr. f. Naturw. XXX. IV. N. F. XXIII, p. 405—554, 2 Taf.
2. Balbiani, E. G., Centrosome et Dotterkern. In Journ. de l'anat. et de la physiol. T. 29, 1893, p. 145—179, 2 pl.
3. Derselbe, Sur la structure et la division du noyau chez la Spirochona gemmipara. In Ann. de Microgr. VII. 1895, p. 264, 1 Taf.
4. Van Beneden, E., Recherches sur les Dicyémides. Bruxelles 1876.
5. Derselbe, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. In Archives de Biologie 1883. IV.
6. Van Beneden, E., et Julin, Ch., La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. roy. des Sciences des Lettres et des Beaux Arts de Belgique. 5. 3. année, 3. serie VII. 1884.
7. Van Beneden, E., et Neyt, Nouvelles recherches sur la féc. et la div. mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. III. u. XIV. 1887.
8. Bergh, R. S., Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe etc. Wiesbaden (Bergmann) 1894.
9. Blanc, H., Etude sur la fécondation de l'oeuf de la truite. In Ber. Naturforsch. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. 8, 1894, p. 163—189. Taf. VI.
10. Blochmann, F., Ueber die Kerntheilung bei Euglena. In Biolog. Centralbl. Bd. 14, 1894, p. 194—197, 9 Fig.
11. Boehm, A. A., Die Befruchtung des Forellen-Eies. In Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 7, 1891, p. 63—73, 13 Fig.
12. Bolles Lee A., Sur le Nebenkern et la formation du fuseau dans

les spermatocytes des Helix. In La Cellule XI, 1896, p. 225—260. 1 Taf.
13. Boveri, Th., Ueber die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München. Bd. II, Heft 3. 1886.
14. Derselbe, Ueber den Antheil des Spermatozoons an der Theilung des Eies. Sitz-Ber. der Ges. f. Morph. u. Phys. München. III. Bd. Heft 3. 1887.
15. Derselbe, Ueber partielle Befruchtung. Ibid. IV. 1888.
Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Ibid. V. 1889.
Zellenstudien. 1, 2, 3.
16. Derselbe, Die Bildung der Richtungskörper bei Asc. meg. u. Asc. lumbric. 1887. 4 Taf., p. 1—93.
17. Derselbe, Die Befruchtung und Theilung des Eies von Ascaris meg. 5 Taf. 1888. 1—198.
18. Derselbe, Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper u. bei der Befruchtung. 1890. p. 1—84. 3 Taf.
19. Derselbe, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies etc. In Verhandl. phys. med. Ges. Würzburg. Bd. 29, 1895, p. 1—75, 1 Fig.
20. Brandt, Neue Radiolarienstudien. Mitth. des Vereins Schleswig-Holstein. Aerzte. Januar 1890.
21. Brauer, A., Die Spermatogenese von Ascaris megalocephala. In Arch. mikr. Anat. Bd. 42, 1893. p. 153—213, 2 Taf.
22. Derselbe, Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Ibid. Bd. 43, 1894, p. 162 bis 223, 4 Taf.
23. Derselbe, Ueber die Encystirung von Actinosphaerium eichhorni. In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 48, 1894, p. 189—221, 2 Taf.
24. Braus, H., Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneies etc. In Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 22, 1895, p. 443—511, 5 Taf.
25. Bruyne, C. de, La sphère attractive dans les cellules fixes du tissu conjonctif. In Bull. Acad. Sc. de Belgique. T. 30, 1895, p. 251—254, 1 Taf.
26. Bürger, O., Ueber Attractionssphären in den Zellkörpern einer Leibesflüssigkeit. In Anat. Anz. Jahrg. 6, 1891, p. 484—489, 7 Fig.
27. Derselbe, Was sind die Attractionssphären und ihre Centralkörper? Anat. Anz. XIII. 1892.
28. Bütschli, O., Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden. Nov. Acta Cs. Leop. C. Bd. 36. 5. 1873.
29. Derselbe, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senkenb. naturf. Gesellschaft. 1876. X.
30. Derselbe, Ueber die sogenannten Centralkörper der Zellen und ihre Bedeutung. In Verhandl. Naturhist. Med. Ver. Heidelberg 1891, p. 535—538.

31. Derselbe, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig (Engelmann) 1892.
32. Derselbe, Ueber die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur. In Verh. Med. Naturh. Ver. Heidelberg. N. F. V. Bd. 1892, p. 28—41, 2 Fig.
33. Calkins, G. N., Observations on the Yolk-nucleus in the egg of Lumbricus. Transactions New-York Acad. of Science. 1895. Juni.
34. Carnoy, J. B., La vésicule germinative etc. chez l'Ascaris meg. La Cellule. II. 1886.
35. Derselbe, La segmentation chez les Nématode. La Cellule. III. 1886, p. 1—76, 4 Taf.
36. Conklin, E. G., The fertilisation of the ovum. In Biol. Lect. Marine Biol. Labor. Wood's Holl Boston, 1894. (Mir nur im Referat zugänglich.)
37. Dehler, A., Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der rothen Blutkörperchen beim Hühnerembryo. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 46. 1895. p. 414—431, 1 Taf.
38. Doflein, F., Ueber die Kerntheilung bei Kentrochona nebaliae. In Zool. Anzeiger 1896, N. 510, p. 362.
39. Drüner, L., Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. In Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. N. F. Bd. 22, 1895. p. 271—344, 4 Taf.
40. Eismond, J., Einige Beiträge zur Kenntniss der Attractionssphären und der Centrosomen. In Anat. Anz. Bd. 10, 1895, p. 229—239, 261—272, 6 Abb.
41. Erlanger, R. v., Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden. In Biol. Centralbl. Bd. 15, 1895, p. 772—777. (Z. C.-Bl. II, p. 705.)
42. Derselbe, Ueber den sog. Nebenkern in den männlichen Geschlechtszellen der Insekten. In Zool. Anz. Bd. 19, 1896, p. 65—69.
43. Derselbe, Zur Kenntniss des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzellen. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 47, 1896, p. 1—13 u. 155—158, 1 Taf.
44. Derselbe, Zur Befruchtung des Ascariseies nebst Bemerkungen über die Structur des Protoplasmas und des Centrosomes. In Zool. Anz. Bd. 19, 1896, p. 136—139, 1 Fig.
45. Derselbe, Neuere Ansichten über die Structur des Protoplasmas, die karyokinetische Spindel und das Centrosom. Zool. Centralbl. III. 1896. N. 8 u. 9.
46. Derselbe, Ueber die Befruchtung und ersten Theilungen des Eies von Ascaris meg. nebst allgemeinen Betrachtungen über den Bau des Protoplasmas, der Spindel und des Centrosomes. In Verh. der deutsch. Zoolog. Ges. 1896.
47. Derselbe, Ueber den feineren Bau der Epithelzellen der Kiemenplättchen der Salamanderlarve und ihre Theilung. In Zool. Anz. 1896. N. 513.
48. Fick, R., Ueber Reifung und Befruchtung des Axolotleies. In Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 56, 1893, p. 529—614, 4 Taf.

49. Field, G, W., On the Morphology and Physiology of the Echinoderm Spermatozoon. In Journ. Morph. 1895, Bd. XI, p. 235—270, 2 Taf.
50. Flemming, W., Zur Mechanik der Zelltheilung. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 46, 1895, p. 696—701, 3 Holzschn.
51. Derselbe, Zelle. In Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch. (Merkel und Bonnet). Bericht bis August 1895, p. 355—457.
52. Fol, H., Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie. Mem. d. l. Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève. XXVI. 1879.
53. Derselbe, Die Centrenquadrille. In Anat. Anz. 6. Jahrg. 1891, p. 266—274, 10 Abb.
54. Gallardo, A., Essai d'interprétation des figures karyokinétiques. In Anales del Museo Nacional de Buenos Aires V. 1896, p. 11—22.
55. Derselbe, La Carioquinesis. In Anales de la Sociedad Cientifica Argentina. XLII. 1896, p. 5—37.
56. Guignard, L., Nouvelles études sur la fécondation. In Ann. sc. nat. Botan. T. 14, 1891.
57. Häcker, V., Ueber die Bedeutung der Centrosomen. Nach Beobachtungen am Ei von Sida crystallina. Anhang zu: Das Keimbläschen, II. Theil. In Arch. f. Mikr. Anat. 1893, Bd. 42.
58. Derselbe, Ueber den heutigen Stand der Centrosomenfrage. In Verh. deutsch. Zool. Ges. 1894, p. 11—25, 10 Fig.
59. Heidenhain, M., Ueber Kern und Protoplasma. Leipzig 1892, p. 109—166, 3 Taf.
60. Derselbe, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 43, 1894, p. 423—758, 7 Taf.
61. Derselbe, Cytomechanische Studien. In Arch. f. Entwmech. Bd. I, 1895, p. 473—577, 1 Taf., 17 Textfig.
62. Henking, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge bei den Eiern der Insekten. III. In Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 54, 1892, p. 1—274, 12 Taf., 12 Holzschn.
63. Henneguy, L. F., Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. In Journ. Anat. et Physiol. T. 27, 1891, p. 397—423, 1 Taf.
64. Derselbe, Le Corps Vitellin de Balbiani dans l'oeuf des Vertébrés. Ibid. T. 29, 1893, p. 1—39, 1 Taf.
65. Derselbe, Leçons sur la cellule. Paris 1896.
66. Herla, V., Etudes des variations de la mitose chez l'Ascaride Mégalocephale. In Arch. Biol. T. 13, 1895, p. 423—520, 6 Taf.
67. Hermann, F., Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 37, 1891, p. 569—586, 1 Taf., 2 Holzschnitte.
68. Hertwig, O. u. R., Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.
69. Hertwig, O., Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.

70. Derselbe, Die Zelle und die Gewebe. Jena (G. Fischer) 1892.
71. Hertwig, R., Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876.
72. Derselbe, Ueber Befruchtung und Conjugation. In Verh. deutsch. Zool. Ges. Berlin 1892, p. 95—113.
73. Derselbe, Ueber Centrosoma und Centralspindel. In Sitzber. Ges. Morph. und Phys. München 1895, Heft 1, p. 41—59.
74. Hill, M. D., Notes on the Fecundation of the Egg of Sphaerechinus granularis and on the maturation and Fertilisation of the Egg of Phallusia mammillata. In Quart. Journ. Micr. Sc. 1895, Bd. 38, p. 315—330, 1 Taf.
75. Ishikawa, C., Vorläufige Mittheilungen über die Conjugationserscheinungen bei den Noctiluceen. In Zool. Anzeiger 1891, p. 12.
76. Derselbe, Studies on Reproductive Elements. II. Noctiluca miliaris Sur., its Division and Spore formation. In Journ. College of Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. VI. 1894, p. 297—334, 4 Taf.
77. Julin, J., Structure et développement des glandes sexuelles, ovogénése, spermatogénése et fécondation chez Styelopsis grossularia. In Bull. sc. d. l. France et d. l. Belgique Bd. 24, 1893, p. 93—154.
78. Derselbe, Le corps Vitellin de Balbiani et les éléments des cellules des Métazoaires qui correspondent au Macronucléus des Infusoires ciliés. Ibid. 1893, p. 295—345.
79. Keuten, J., Die Kerntheilung von Euglena viridis Ehr. In Zeitschr. f. wiss. Zool. 1895, Bd. 60, p. 215—235, 1 Taf.
80. Korschelt, E., Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60, 1895, p. 543—688, 7 Taf.
81. Kostanecki, K., Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern. Krakau 1895, p. 1—13. 1 Taf., polnische Abhandlung.
82. Kostanecki, K. v., u. Wierzejski, Ueber das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an Physa fontinalis. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 47, 1896, p. 309—386, 3 Taf.
82a. Kostanecki, K., Ueber die Gestalt der Centrosomen im befruchfruchteten Seeigelei. In Anat. Hefte 1896, p. 217—237, 2 Taf., p. 181—273 u. 2 Taf.
82b. Kostanecki, K. u. Siedelecki, Ueber das Verhältniss der Centrosomen zum Protoplasma. In Arch. f. Mikr. Anat. 48. 1896. p.
83. Lauterborn, R., Ueber Bau und Kerntheilung der Diatomeen. In Verh. d. Naturh. Med. Ver. in Heidelberg 1893, 26 p., 1 Taf.
84. Lenhossék, M. v., Centrosom und Sphäre in den Spinalganglien des Frosches. In Arch. Mikr. Anat. 1895, Bd. 46. p. 345—368, 2 Taf.
85. Lewis, M., Centrosome and Sphere in certain of the Nerve Cells of an Invertebrate. In Anat. Anz. XII. 1896. N. 12—13.
86. Loewenthal, N., Die Befruchtung, Reifung und Theilung des Eies von Oxyuris Ambigua. In Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. 1890. Bd. VII, Heft 9. p. 1—91. Separat. 4 Taf.
87. Mark, E. L., Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax

campestris Binney. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. Harvard College. VI, 12, p. 173—625, 5 Taf.

88. Mead, A. D., Some Observations on Maturation and Fecundation in Chaetopterus pergamentaceus Cuv. In Journ. Morph. V. 10, 1895, p. 313—317, 1 Taf.
89. Mertens, H., Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'Ovule des Mammifères et des Oiseaux. In Arch. Biol. Bd. 13, 1893, p. 389—422, Taf. XIV.
90. Meves, F., Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 44, 1895, p. 119—184, 5 Taf.
91. Derselbe, Ueber die Zellen des Sesambeines der Achillessehne des Frosches (Rana temporaria) und über ihre Centralkörper. Ibid. 1895, Bd. 45, p. 133—144, 1 Taf.
92. Meyer, O., Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. In Jen. Zeitschr. f. Naturw. p. 391—410, 2 Taf.
93. Mitrophanow, Contributions à la division cellulaire indirecte chez les Sélaciens. In Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Phys. Bd. 11, Fasc. 7, 1894, p. 333—359, 1 Taf.
94. Moore, J. E. S., On the structural Changes in the reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranches. In Quart. Journ. Micr. Sc. V. 38, 1895, p. 275—313, 4 Taf.
95. Niessing, G., Zellenstudien I. In Arch. f. Mikr. Anat. V. 46, 1895, p. 147—168, 1 Taf.
96. Nussbaum, M., Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 23, 1884, p.
97. Platner, Ueber die Befruchtung von Arion empiricorum. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 27, 1896, p. 32—72, 2 Taf.
98. Derselbe, Die Bildung der ersten Richtungsspindel im Ei von Aulastomum gulo. Ibid. Bd. 33, 1889, p. 204—215, 1 Taf.
99. Prenant, Sur le corpuscule central. In Bull. Soc. sc. Nancy, 1894. Mir nur aus dem Flemming'schen Referat 1895 bekannt.
100. Rabl, C., Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrbuch X, 1885, p. 274 bis 331, 7 Taf., 5 Holzschn.
101. Derselbe. Anat. Anz. IV, 1889, p. 21—30, 2 Textfig.
102. Vom Rath, O., Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotolpa vulgaris. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 40, 1892, p. 109—132, Taf. V.
103. Derselbe, Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduction in der Samen- und Eireife. Ibid. Bd. 46, 1895. p. 168—238, 3 Taf.
104. Derselbe, Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea Leach. im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 1895, LX.
105. Rawitz, B., Untersuchungen über Zelltheilung. I. Das Verhalten der Attractionssphäre bei der Einleitung der Theilung der Spermatocyten von Salamandra maculosa. Arch. f. Mikr. Anat. 1896. Bd. 47.

106. Reinke, F., Zellstudien. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 43, 1893, p. 377—423, 3 Taf., Bd. 44, 1894, p. 259—284, 1 Taf.
107. Derselbe, Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. In Sitzber. Akad. d. Wiss. Berl. 1895, 20. Juni, p. 625—637.
108. Rompel, J., Kentrochona nebaliae etc. In Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 58, 1894, p. 618—635, Taf. 39.
109. Rückert, J., Zur Befruchtung von Cyclops strenuus. In Anat. Anz. Bd. 10 Nr. 22, 1895. p. 708—725.
110. Derselbe, Ueber das Selbstständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopseies. Arch. f. Mikr. Anat. 1895, XLV.
111. Sala L., Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris megalocephala. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 44, 1895, p. 422—498, Taf. 25—29.
112. Schäfer, E. A., On the structure of amoeboïd protoplasm etc. In Proceedings Roy. Soc. 1891. V, 49, p. 193—198.
113. Schaudinn, F., Ueber den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi. Sitzber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin. Jahrg. 1896, 13 Jan., p. 1029—1036, 10 Fig.
114. Derselbe, Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. In Verh. d. deutsch. Zoolog. Ges. 1896, p. 113—136.
115. Schewiakoff, W., Ueber die karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata. In Morph. Jahrb. Bd. 13, 1888, p. 193—258, 2 Taf., 3 Holzschn.
116. Schneider, A., Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883.
117. Schulze, F. E., Rhizopodenstudien. IV. Arch. f. Mikr. Anat. 1875, Bd. 11.
118. Sobotta, J., Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 45, 1893, p. 15—92, 5 Taf.
119. Stauffacher, H., Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. 1893, Bd. 28, p. 196—246, 5 Taf.
120. Strasburger, E., Karyokinetische Probleme. In Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 28, 1895, p. 151—204, 2 Taf.
121. Van der Stricht, O., Origine des parties constituantes de la figure achromatique dans l'ovule de Thysanozoon Brochii. Verh. d. Anat. Ges. 1894.
122. Derselbe, Contributions à l'étude de la forme, de la structure et de la division du noyau. In Bull. acad. roy. sc. Belgique 1895, Bd. 29, p. 38—57, 1 Taf.
123. Stricker, S., Photogramm eines farblosen Blutkörperchens. Arbeit aus Inst. f. allg. u. exp. Pathol. Wien 1890, 3 p., 1 Taf.
124. Vejdowski, F., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Reifung, Befruchtung und erste Furchungsvorgänge des Rhynchelmiseies. Prag 1888.

125. Derselbe, Bemerkungen zur Mittheilung H. Fol's „Contributions à l'histoire de la fécondation". Anat. Anz. 1891.
126. Watasé, S., Homology of the Centrosome. In Journ. Morph. Vol. 8, 1893, p. 433—444.
127. Wheeler, W. M., The behaviour of the centrosomes in the fertilized egg of Myzostoma glabrum. In Journ. Morph. Vol. 10, 1895, p. 305—311.
128. Wilson, E. B., and Mathews, A. P., Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm Egg. New Light on the „quadrille of Centres". Ibid. Vol. X, 1895, p. 316—342.
129. Wilson, E. B., Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea Urchin Egg. In Journ. Morph. Vol. XI, 1895, p. 443—478. 10 Textfig., 3 phot. Taf.
129a. Wilson, E. B., The cell in development and inheritance. London 1896.
130. Zacharias, O., Ueber die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des Eies von Ascaris meg. Zool. Anz. X, 247, 1887, p. 111 bis 181, 3 Taf.
131. Derselbe, Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprod. etc. bei Ascaris meg. Arch. f. Mikr. Anat. 30, 1887.
132. Ziegler, H. E., Untersuchungen über die Zelltheilung. In Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1895, p. 62—83, 5 Textfig.
133. Derselbe, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. In Z. wiss. Zool. V, 60, 1895, p. 365.
134. Derselbe, Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. In Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1896, p. 136 bis 155, 5 Textfig.
135. Zimmermann, K. W., Studien über Pigmentzellen etc. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 41, 1893, p. 367—389, Taf. 2.
136. Zoja, R., Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna. Anat. Anz. 1895, XI, 10.
137. Derselbe, Untersuchungen über die Entwickelung der Ascaris megalocephala. In Arch. f. Mikr. Anat. 1896, Bd. 47, p. 218—260, 2 Taf.

Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien.

Von

Prof. **W. Kochs** in Bonn.

Hierzu Tafel XVIII und 3 Figuren im Text.

Seit Spallanzani (12) haben die Regenerationsvorgänge bei niederen Thieren, welche künstlich entfernte Organe allmählich wiederersetzen, das Interesse der Naturforscher erregt. Trotzdem sind manche der bezüglichen Angaben heute noch fraglich. Es dürfte angebracht sein, Thatsachen von so grundsätzlicher Bedeutung in ihrer vollen Ausdehnung festzustellen. Vielleicht werden unsere Kentnisse über Zeugung und Vererbung durch das weitere Studium der in den Zellen schlummernden Fähigkeiten zu regeneriren nicht unwesentlich vertieft.

Aus der befruchteten Eizelle eines Fisches oder Frosches sehen wir jedes Mal das betreffende Thier entstehen. Die lange Reihe der Entwickelungsvorgänge führt stets zum gleichen Ende. Das einmal gestaltete wird im Stoffwechsel durch Assimilation erhalten, es kann sich immerfort selbst fast neu herstellen. Typisch gestaltete Organe entstehen aus für unsere Beobachtung atypischen Ausgangsstücken. Wenn aber der Stoffwechsel noch so vollkommen verläuft, altern alle lebenden Wesen nach einem ihrer Art eigenthümlichen Gesetze. Es findet also durch den Stoffwechsel niemals eine vollständige Restitutio in integrum statt. Die Regenerationsversuche zeigen nun, dass in den Zellen grössere Fähigkeiten schlummern, welche nur unter gewissen Bedingungen sich entfalten. Die durch den Lebensprocess zu Grunde gehende Substanz wird ersetzt nach dem Muster der bereits bestehenden, nur ist die neue Substanz älter, sie hat eine geringere Lebensenergie. Die morphologische und die chemische Assimilation ist keine vollkommene.

Trotzdem können bei gewissen Thieren gewaltsam entfernte Organe selbst in späteren Lebensperioden wieder regeneriren.

Samuel (18) giebt in der Realencyklopädie der Medicin von A. Eulenburg Bd. 16 (2. Aufl.) folgende Zusammenstellung der bisher als richtig geltenden Angaben über Regeneration von Organen und Geweben.

Schnecken ersetzen Theile des Kopfes sammt den Fühlhörnern und Augen, wenn der Schlundring des centralen Nervensystemes bei der Operation unverletzt geblieben war. Krebse und Spinnen ersetzen abgeschnittene Scheeren, Extremitäten und Fühler. Manche Fische vermögen wiederholt zerstörte Flossen, zumal die Schwanzflosse, zu regeneriren. Junge Eidechsen ersetzen abgeschnittene Extremitäten, Unterkiefer, Augen. Sogar der Schwanz soll sich bei ihnen mit Knochen-Muskeln und dem hinteren Theile des Rückenmarkes neu bilden. Seitliches Einkerben des Schwanzes soll bei jungen Eidechsen das Hervorwachsen eines zweiten Schwanzes bewirken. Bei Salamandern und Tritonen soll dasselbe stattfinden.

Die Epidermis kann nach Schwenninger beim Hunde successive ganz entfernt werden. Lücken, die man aber in die Nägel schneidet, werden nicht mehr ausgefüllt. In der Haut werden vollständig zerstörte Drüsen und Papillen nicht ersetzt. Alle Hautnarben sind deshalb deutlich abgesetzt. Haarbalg, Federpapille und Nagelbett können sich nicht ersetzen.

Von den Geweben regeneriren sich: Bindegewebe, Fettgewebe, Knochengewebe, Sehnen, quergestreifte und glatte Muskelfasern. Blutgefässe können in jedem Lebensalter durch Proliferation einer Gefässwandzelle und Bildung eines Protoplasmabogens neu gebildet werden.

Wenn grössere offene Muskelwunden nicht mit Muskelsubstanz verheilen, sondern meist durch Bindegewebsneubildung, so ist dieses verursacht durch die starke Retraction der Muskelenden und die schnelle Bindegewebsneubildung, die später vom Muskelgewebe nicht mehr verdrängt werden kann. Dem Muskel fehlt nicht die Fähigkeit der Regeneration, sondern die Umstände sind meist dem Gelingen der Regeneration nicht günstig. Bei Nervenwunden füllt sich die Lücke zuerst mit Bindegewebe aus, dann erst bildet sich vom centralen Ende her das Nervengewebe. Beim Hunde regenerirt sich schnell der ausgeschnittene Gallengang, sowie der Ductus pancreaticus. Eine Regeneration der Krystalllinse erfolgt von ihrer Matrix der vorderen Kapselwand aus,

deren Zellen sich zu Linsenfasern verlängern und die leere Kapsel ausfüllen.

Für jede der vorstehenden Angaben den Gewährsmann zu ermitteln ist mir nicht gelungen.

Embryonale Zellen sind, wie wir wissen, vielfacher Weiterbildung fähig. Mit der weiteren Differenzirung verlieren sie zum grössten Theile schnell diesen embryonalen Charakter. Aber auch in ausgebildeten Geschöpfen finden sich Zellen mit embryonalem Charakter, von denen aus eine Regeneration von Geweben oder Organen wie beim Embryo stattfindet. Solche Bildungen finden wie zum ersten Male in typischer Weise statt, oder unter pathologischen Verhältnissen in atypischer Weise.

Zellen mit dauernd embryonalem Charakter sind:

Die tiefsten Zellen der geschichteten Epithelien und des Horngewebes, die Osteoblasten und Odontoblasten, viele Knorpelzellen, die Elemente aller Drüsen, die Zellen bilden, die lymphoiden Zellen, gewisse Bindesubstanzzellen, viele Keimzellen.

Die genannten Gewebe bethätigen ihre Proliferationsfähigkeit aber nur nach Aufhebung oder Abschwächung der Wachsthumswiderstände. Während des Wachsthums sind alle Gewebe hyperämisch, aber die Hyperämie folgt dem Wachsthum, sie bedingt es nicht.

Das Längenwachsthum der Knochen findet nach bestimmten Gesetzen statt, es erreicht bei einer bestimmten Grösse sein Ende. Nach diesem Zeitpunkte können die Knochenzellen aber jederzeit durch besondere Reize wieder zur Vermehrung gebracht werden. Bei Röhrenknochen findet nach einer Continuitätstrennung durch Wucherung der Knochenzellen eine Wiedervereinigung statt.

Wenn man aber bei Salamandern und Tritonen Extremitäten abschneidet, so dass ein Knochen durchschnitten wird, so beginnt alsbald der Stumpf zu wachsen und es bildet sich eine neue Extremität aus. Wenn man aber die Amputation am Ende eines Knochens, ohne denselben zu verletzen, vornimmt, so findet nur eine Verheilung, aber keine Regeneration statt.

Im März vorigen Jahres habe ich die Regenerationsversuche, welche Roux mit so grossem Erfolge an Batrachiereiern angestellt hat, auf eine etwas andere Weise wiederholt, kann aber erst in einigen Monaten darüber berichten, wenn ich manches nochmals nachgeprüft haben werde. Bei Gelegenheit dieser Versuche habe ich

eine grosse Anzahl gut entwickelter Kaulquappen von Rana fusca, sowie Bombinator igneus gezogen und an denselben folgende Versuche über Regenerationsfähigkeit gemacht.

Da dieselben ein unerwartetes Resultat geliefert haben, so dürfte ihre Mittheilung schon jetzt gerechtfertigt erscheinen.

Operationsmethode.

Für das Gelingen meiner Versuche handelte es sich darum, mit möglichster Schonung des Thieres ein Stück seiner Körpersubstanz ganz zu entfernen. Ganz junge Kaulquappen boten nach allem, was man weiss, die grössten Hoffnungen auf Regeneration. Durch Barfurth's (2) Versuche ist die Regenerationsfähigkeit der Extremitäten bei ganz jungen Kaulquappen, welche Spallanzani schon behauptete, zweifellos festgestellt.

Nach mannigfachen Versuchen habe ich mich bei den folgenden Operationen nur eines nadelförmigen Galvanocauters bedient. Durch Probiren fand ich bald die für ein gutes Gelingen der Operation nöthige Wärme des Platindrahtes heraus. Die Thiere wurden auf eine trockene Glasplatte gelegt und dann unter der Loupe operirt.

Zunächst habe ich bei einer grossen Anzahl von Thieren die ersten Ansätze der hinteren Extremitäten abgebrannt, sowohl einseitig wie doppelseitig und kann Barfurth nur beistimmen, wenn er sagt, dass die Extremitäten regenerirt werden, aber diese Fähigkeit sehr schnell erlischt. Bei der Kleinheit des Objektes hat die Operation mit der Scheere, wie mit dem Galvanocauter, ihre Schwierigkeiten. Mancher Misserfolg ist sicher auf Rechnung der nicht gut gelungenen Operation zu setzen. Auf Grund der weiter unten folgenden Erfahrungen an Salamandern und Tritonen kann ich aber behaupten, dass das Regenerationsvermögen für die Extremitäten bei Kaulquappen sehr gering ist und sehr schnell erlischt. Ich möchte jedoch nicht unterlassen zu bemerken, dass das Wohlbefinden der Thiere und reichliche Nahrung von grossem Einflusse sind. Gerade Kaulquappen sind sehr schwer ganz wie in der Natur aufzuziehen. In der Gefangenschaft, in unseren noch so sorgfältig gepflegten Aquarien sind die Thiere nie so gut entwickelt, als die gleichalterigen in der freien Natur.

Die in Aquarien immer erheblichen täglichen Temperatur-

schwankungen, sowie Sauerstoffmangel des Wassers scheinen mir schädlich zu wirken.

Gleichzeitig habe ich bei gegen 50 Thieren das eine Auge ganz oder theilweise mit dem Galvanocauter zerstört. Nur sehr wenige Thiere sind eingegangen.

Nach der Operation wurde jedes Thier sofort in klares Regenwasser gebracht, in dem zur Verhinderung der Fäulniss einige kräftige Pflanzen von Hydrocharis morsus ranae sich befanden.

Gleich nach der Operation schwammen die Thiere, als wenn nichts passirt wäre, herum. Nach wenigen Stunden entleerte sich aber bei allen der Darmkanal ziemlich vollständig, so dass es zweckmässig schien, die Thiere in reines Wasser zu setzen. Am zweiten Tage haben die Thiere schon wieder Weissbrod und Froschfleisch gegessen. Eine zuweilen in der Nähe des Auges unabsichtlich gesetzte Verbrennung der Haut heilte in 2 bis 3 Tagen, ohne eine Spur zu hinterlassen. Alle 8 Tage habe ich dann einige Thiere in Flemming'scher Lösung während 24 Stunden gehärtet. Nach völligem Auswaschen in fliessendem Wasser (1 Tag) wurden dieselben in allmählich stärkerem Alkohol gänzlich entwässert und in eine mit Paraffin gesättigte Lösung von Xylol gegeben. Vor dem Einschmelzen kamen die Präparate eine Stunde in bei 45 Grad flüssiges Paraffin. Da die Haut nach der Härtung sehr schwer durchgängig ist, so müssen die Thiere, um eine genügende Paraffin-Durchtränkung zu bekommen, zerschnitten werden.

Auf diese Weise gelang es mir bei einer Schnittstärke von 0,05 bis 0,01 mm gute zusammenhängende Schnittserien zu erhalten.

Auf ganz fettfreien mit wenig destillirtem Wasser befeuchteten Objektträgern hafteten dieselben nach dem Verdunsten des Wassers ziemlich fest, so dass mit Xylol das Paraffin ausgewaschen werden konnte. Einschluss in Damarlack.

Sehr leicht reissen besonders bei dünneren Schnitten die einzelnen Theile der überaus zarten Gewebe auseinander, so dass immer eine Anzahl Präparate verunglücken.

Resultate.

In keinem einzigen Falle habe ich, weder so lange das Thier lebte, noch bei der mikroskopischen Besichtigung eine Spur

von Regeneration eines gänzlich zerstörten Auges entdecken können. Es ist mir sogar gelungen, ein auf beiden Augen geblendetes Thier bis zur nahezu völligen Resorption des Ruderschwanzes am Leben zu erhalten. Auch bei diesem Thiere fanden sich bei der Untersuchung keine Spuren von Regeneration. Der ganze Kopf war in Folge des Fehlens der Augen sehr spitz und scheinbar in die Länge gezogen. Allgemein zeigte sich, dass, sobald bei der Operation auch nur eine kleine Menge Glaskörper vorgefallen war, das Auge allemal phtisisch zu Grunde ging, so dass schliesslich auf den Schnitten nur noch wenig schwarzes Pigment gefunden wurde.

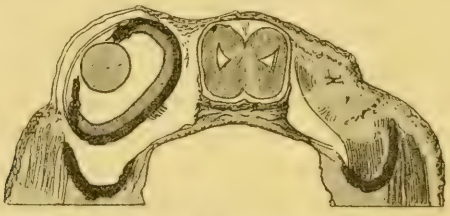


Fig. 1.
Schnitt durch den Kopf einer einäugigen Kaulquappe. An Stelle des exstirpirten Auges finden sich noch Muskel- und Pigmentreste.

Bei der Kleinheit des Auges einer Kaulquappe ist von einer Sicherheit, dass die Operation in dem gewünschten Sinne ausfällt, kaum die Rede, aber unter vielen Versuchen gelingen einige. Wenn durch die glühende Platinnadel nur die Cornea zum grössten Theil zerstört wird, prolabirt bei den darauf folgenden heftigen Bewegungen des Thieres die Linse und wird bald unverletzt durch die Irisöffnung hindurchgetrieben. Ein Vorfall des Glaskörpers ist hiermit nicht nothwendig verbunden.

Mein Augenmerk war zunächst darauf gerichtet, Regenerationsanfänge des ganzen Bulbus zu ermitteln. Die Mehrzahl der Operationen wurde deshalb auch so ausgeführt, dass das ganze Auge zerstört wurde, ohne dass das Thier an der Operation zu Grunde ging.

Wie die mikroskopischen Schnitte zeigen, habe ich völlig einäugige Thiere aufgezogen, wo die Wunde völlig verheilt war und selbst keine Spur mehr von dem entfernten Bulbus zu finden war. Meine Schnitte zeigen aber auch alle Stadien der Rückbildung der Bulbusreste (Fig. 2).

In gleicher Weise habe ich bei Larven von Erdsalamandern sowie von Tritonen ein Auge galvanocaustisch zerstört und in keinem Falle nach 3 Monaten eine Spur von Neubildung des Bulbus entdecken können.

Meines Wissens liegt keine zuverlässige Beobachtung über Regeneration eines gänzlich exstirpirten Auges bei Amphibien oder Reptilien vor.

Von besonderem Interesse ist in dieser Frage die Mittheilung von Curt Herbst (8), welcher durch genaue Experimente festgestellt hat, dass bei der Mittelmeergarneele, wenn ein Auge abgeschnitten wird, an Stelle desselben ein hornartiges, mit langen Haaren besetztes Gebilde regenerirt wird. Der Wegfall des Auges wird durch ein Tastorgan ersetzt.

Fig. 2.

Schnitte durch den Kopf einer Kaulquappe, welcher das linke Auge galvanocaustisch zerstört wurde. Die Schnitte liegen hinter der Linse des rechten Auges. Bis hierhin sind die Reste des linken Auges durch Muskelzug zurückgewichen. Auf dem vorletzten Schnitt ist das Gehirn herausgefallen. Derselbe zeigt noch die Verbindung des Bulbusrestes mit der äusseren Haut. Bei stärkerer Vergrösserung zeigen sich besonders die Muskeln (*m*) am besten erhalten.

Nachdem Herbst die einzelnen etwas von einander abweichenden Neubildungen, sowie den Bau der Haare eingehend geschildert hat, bezeichnet er die ganze Bildung als ein Sinnesorgan. Durch Präparation mit Scheere und Nadel konnte er an verschiedenen Individuen feststellen, dass der alte Nervus opticus in das neu gebildete heteromorphe Organ hineintritt. Ein directer Zusammenhang seiner Fasern mit den Haaren konnte jedoch bis jetzt nicht nachgewiesen werden. In den meisten Fällen ähnelte die Neubildung in bestimmten Punkten einer Antenne des ersten Paares. Eine Beeinflussung der Entstehung der Neubildung durch das Licht konnte nicht nachgewiesen werden. Herbst glaubt mit Recht, dass seine Versuche wichtige Fingerzeige für weitere Forschungen in dieser Frage sind.

Mir scheint noch eine schon von anderen gemachte Beobachtung, die Herbst bestätigt, und die ich ebenfalls gemacht habe, für zukünftige Versuche von Belang, dass nämlich aus dem Nichtentwickeln einer Neubildung in selbst zahlreichen Fällen nicht

geschlossen werden darf, dass dieselbe nicht eintreten könne. Die Bedingungen ebenso wie die Zeiträume können nicht vorhanden gewesen sein.

Ich meine aber, dass die Bildung eines relativ unvollkommenen Tastorganes bei Krebsen nach Exstirpation eines Auges sehr gegen die Möglichkeit der Regeneration eines Auges bei Wirbelthieren spricht.

Es dürfte demnach die Regeneration eines exstirpirten Auges bei Wirbelthieren nicht stattfinden. Ganz allgemein scheint sich der Satz zu bewahrheiten, dass Regeneration eines Organes nur stattfindet, wenn noch ein Theil desselben bei der Exstirpation übrig gelassen wurde.

Durch die Publikation von Gustav Wolff (16) 1894 „Ueber die Regeneration der Linse bei Salamandern und Tritonen" ist in Deutschland die Aufmerksamkeit auf eine Thatsache gelenkt worden, welche allen bisherigen Erfahrungen und Grundsätzen widerspricht.

Vorerst ist aber hervorzuheben, dass Emery (6) im Anatomischen Anzeiger, Januar 1897 bemerkt, dass Vincenzo Colucci (4) bereits 1891 die Regeneration der Augenlinse aus dem Irisepithel bei Tritonen erkannt und abgebildet hat.

Meine Arbeit war, als ich diese Mittheilung kennen lernte, bereits fertig niedergeschrieben. Durch die Anfertigung der Tafel verzögerte sich jedoch die Drucklegung solange, dass ich noch Zeit fand, mich an Herrn Emery zu wenden, welcher mir dann in freundlichster Weise die Adresse des Herrn Colucci mittheilte. Das mir zugängliche Referat im zool. Jahresbericht (5) 1895 erschien mir unzulänglich. Dasselbe beschränkt sich auf die Mittheilung der Arbeit Gustav Wolff's in einem Satze unter Hinzufügung der Bemerkung, dass Wolff wohl die Literatur nicht gekannt habe. In letzter Stunde hat nun Herr Colucci mir in zuvorkommender Weise einen Separatabzug seiner Arbeit übersandt, und freue ich mich, aus dem reichen Inhalte derselben die Hauptsachen noch mittheilen zu können. Der Leser wird durch die übereinstimmenden Beobachtungen der von einander unabhängigen Forscher eine völlige Sicherheit über die merkwürdigen Thatsachen erhalten. Die weiteren Arbeiten werden

sich demnach mit der grundsätzlich wichtigen Frage, aus welchen Zellen sich die Neubildung herleitet, ausschliesslich befassen können. Hierüber ist, wie auch Colucci angiebt, noch keine sichere Entscheidung zu treffen.

Vorerst erlaube ich mir einige wohl in Vergessenheit gerathene historische Angaben, welche ich bei Colucci finde, und die vielleicht geeignet sind weitere Arbeiten über Regeneration zu beeinflussen, mit seinen eigenen Worten anzuführen. Er geht davon aus, dass durch frühere Beobachter eine partielle Regeneration des Auges bei Salamandern und Tritonen erwiesen sei und will diese Vorgänge im Einzelnen unseren heutigen embryologischen Anschauungen entsprechend histologolisch aufklären.

V. Colucci (4) pag. 602: Il primo esperimento di parziale asportazione dell' occhio nel tritone fu eseguito da Claudio Bonnet il 13 settembre 1779, e secondo egli stesso lasció scritto (19), ebbe un esito fortunato ed inaspettato. Questa circonstanza e importante per la storia della riproduzione dell' occhio, perché vedremo il maggiore studio con cui furono in seguito ripetuti gli esperimenti. Il Bonnet infatti, é chiaro che aveva intenzione di asportare parzialmente l'occhio, ma non essendo egli ancora impratichito nell' atto operativo, lese profondamente le membrane di esso e venne fuori il cristallino. Dopo questa operazione, vide al posto dell' occhio una ferita sanguinante e nessun vestigio apparente delle parti proprie dell' occhio; non credette quindi possibile la riproduzione di esso. Ma con sua gran meraviglia, il 31 maggio 1780 — poco piú di otto messi e mezzo dopo — vide un nuovo occhio che stava formandosi. L'iride e la cornea erano giá abbastanza bene conformate, ma questa non avea ancora il grado di trasparenza normale. Il 1. settembre dello stesso anno l'occhio sembrava completamente rigenerato. La cornea era trasparente come quella dell' altro occhio; l'iride ben limitato e di color giallo dorato su fondo nero, caratteristico dei tritoni: in una parola era impossibile di riconoscere in quest' occhio, cosi bene rigenerato, il minore vestigio de la strana operazione eseguitá. Il perfezionamento dell' occhio riprodotto ha sempre progredito fino all' 11 die Novembre, quando il tritone morí, e l'occhio riprodotto fu trovato completo e poco piu piccolo dell' altro.

Blumenbach (20) tre anni dopo, ripete l'esperimento con piu larghe vedute di Bonnet. Dapprima asporto in tre tritoni l'intero bulbo oculare, escidendolo nel luogo ove inseriscesi il nervo ottico, e l'occhio non si é mai riprodotto; ma dal residuo del nervo ottico pullulava un bianco e solido fungo, il quale a poco a poco riempieva l'orbita, e dopo qualche tempo gli animali morirono. In un quarto tritone operato nel maggio 1784, incise per primo la cornea, cosi che l'occhio svuotavasi della lente e degli altri umori, ed allora taglio le depresse tuniche in maniera da lasciare una piccola porzione della parete del bulbo, che non accurato esame verifico essere stata appena la quinta parte di tutto il globo oculare, rimasta aderente al nervo ottico. Nei prossimi successivi cinque mesi tutta l'orbita era quasi chiusa dalle palpebre, ma nel sesto mese circa dopo l'operazione, incomincio ad aprirsi di nuovo, e potevasi distinguere un piccolissimo bulbo, emergente dal fondo dell' orbita, il quale sebbene nel mese di aprile 1785 — 11 mesi dopo — quando l'animale per caso mori, era piu piccolo dell' altro, nondimeno era perfetto, con cornea trasparente, iride dorato, e regolarmente traforato dalla pupilla.

Nel 1880 il Philippeaux (21) publico una sua Nota, dalla quale risulta avere egli ripetuto esattamente l'esperimento di Blumenbach sopra 40 tritoni, ed ottenuto il resultato che, incisa la cornea e svuotato l'occhio del cristallino e del vitreo, questi si riprodussero dopo 25 giorni, e lo stesso e avvenuto allorquando era stata asportate una gran parte del globo oculare, solo che la rigenerazione si compi piu tardi. L'occhio completamente estirpato, ad altri 40 tritoni, non si riprodusse.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, dass sowohl Bonnet wie auch Blumenbach die Regeneration eines allerdings etwas kleineren Auges bei Tritonen beobachtet haben, wenn noch ein gewisser mit dem Nervus opticus in Zusammenhang gebliebener Rest bei der Operation übrig gelassen war. Philippeaux hat in 40 Fällen bei Tritonen, denen er ein Auge ganz exstirpirt hatte, keine Spur von Regeneration gefunden. Hervorheben möchte ich, dass keiner der Autoren ein Organ von normaler Grösse hat entstehen sehen. Nach meinen weiter unten folgenden Versuchen scheint mir dies auch für die Extremitäten zu gelten.

Sehen wir nun, was Colucci uns über seine eigenen Versuche, welche die Neubildungen am Auge speziell der Linse näher verfolgen, mittheilt.

V. Colucci (4) p. 616: Cristallino. La rigenerazione della lente avviene in maniera del tutto simile al suo sviluppo embrionale, e raggiunge nel maggior numero degli esperimenti lo stato perfetto di sua costituzione; differisce solo per l'orgine degli elementi onde esso dovra svilupparsi.

Allorquando la massa cellulare retinica ha raggiunto il fondo della cavita bulbare; si e completamente adagiata alla superficie della coroide e di questa sono sviluppati i processi ciliari da cui a poco a poco si forma l'iride a limitare la pupilla, nel margine, che ora limita questo foro ancora largo ed imperfetto, avviene la proliferazione dell' epitelio pavimentoso che abbiamo veduto, nello sviluppo della retina, essere rimasto a rivestire internamente, in un semplice strato, questa estrema parte della coroidea. La proliferazione epiteliale si fa molto piu attivamente dal lato superiore del margine pupillare, e quindi nelle sezioni meridiane dell' occhio, fig. 6 della tavola 1., si vede dal lato superiore dell' iride sospeso verso il cavo bulbare un corpicciuolo, costituito da cellule, di forma ovale e peduncolato, mentre al lato opposto si nota un semplice ingrossamento del margine. Ho detto tale proliferazione farsi piu attiva ordinariamente al lato superiore, poiche mi e occorso in un occhio in via di rigenerazione riscontrare due di questi focolai proliferi; ma in uno — in quello posto verso il lato esterno — le cellule raggiunsero subito la loro fase adulta epiteliale, mentre nell' altro posto di sopra, conservavano il carattere embrionale e continuavano a proliferare, il che dimostra chiaramente l'arresto di formazione — a cui sarebbe certo succeduta l'atrofia — del primo, e il progressivo sviluppo dell' altro per la formazione completa del cristallino.

Zunächst geht aus den Angaben Colucci's hervor, dass er die Regeneration der Linse ganz so wie Wolff und Erik Müller (9) beobachtet hat. Seine Abbildungen ähneln in allen Einzelheiten denen, welche Wolff und Müller gegeben haben.

Colucci hat nur bei seinen Operationen das Auge mehr verletzt und doch dieselben typischen Bildungsvorgänge bei Regeneration der Linse beobachtet.

Auch bezeichnet er den oberen Rand der Iris als den Ort,

wo die Neubildung der Linse beginnt. Für die Aufklärung des Vorganges von Belang scheint mir besonders seine durch Abbildung erläuterte Angabe, dass er bei einem sich regenerirenden Auge einmal zwei solcher Bildungscentren für eine neue Linse gefunden hat. Er glaubt aber, dass nur eine Neubildung sich weiterentwickelt, während die andere atrophirt. Eine derartige Angabe findet sich weder bei Wolff, noch bei Erik Müller. Wie ich weiter unten auseinandersetzen werde, halte ich aber gerade diese Angabe für wichtig zur Entscheidung des Ursprunges der neuen Linse.

Die Angaben Gustav Wolff's haben durch Erik Müller (9) in einer Arbeit aus dem O. Hertwig'schen Institute volle Bestätigung gefunden. Meine eigenen Versuche haben ganz dasselbe ergeben. Für den Vorgang der Linsenbildung sind weitere Abbildungen, besonders nachdem ich die von Colucci aufgenommenen gesehen habe, wohl nicht mehr nöthig. Aus meinen Schnitten, welche für die Erkennung histologischer Details etwas zu dick ausgefallen sind, glaube ich aber zu ersehen, dass noch Hoffnung vorhanden ist zu zeigen, dass die neue Linse von Zellen der äusseren Haut abstammt, welche durch die Operationswunde in das Innere des Auges gelangt sind.

Wolff und Erik Müller glauben durch ihre Schnittserien den Ursprung der neuen Linse vom unverletzten Irisgewebe zweifellos festgestellt zu haben.

Bisheran hat man nur nach Verletzung eines Gewebes Regenerationsvorgänge an der Wunde beginnend beobachtet. Bei Extraction der Linse, in der von Wolff, E. Müller und mir befolgten Weise ist es nicht erforderlich den Augenbecher oder die Iris zu verletzen, es wird dieses ängstlich vermieden. Meiner Ansicht nach tritt bei gut ausgeführter Operation nur eine Zerrung des Irisgewebes beim Durchtritt der Linse ein.

Beim Embryo entsteht die Linse ausserhalb des Augenbechers und wandert in denselben hinein, oder der Augenbecher umwächst die Linse. Nach Wolff heilt die Cornealwunde schnell. Wenn Zellen von aussen eindringen sollten, so müssten sie nach seiner Ansicht die verheilte Cornea und den Humor aqueus durchdringen. Das letztere hält er für ganz ausgeschlossen.

Zunächst scheint mir nach den vorliegenden Untersuchungen

die grundsätzlich wichtige Frage, ob das verletzte oder das unverletzte Irisgewebe aus seinen Zellen eine neue Linse bildet, nicht entschieden werden zu können.

Colucci hat stets grössere Parthien des Bulbus excidirt, seine Resultate können für die Entscheidung dieser Frage nicht verwerthet werden.

Ich selbst habe bei zahlreichen Larven von Tritonen und auch erwachsenen Thieren die Linsenextraction in der von Wolff angegebenen Weise gemacht und die Linse in 0,75% Kochsalzlösung bei schwacher Vergrösserung allseitig genau untersucht und niemals eine Verletzung derselben durch die Operation entdecken können. An der inneren Kapselwand war jede Epithelzelle deutlich zu erkennen, nirgends eine Lücke zu sehen. Ohne grosse Zerstörung des Auges halte ich es für unmöglich die Linse im Inneren des Auges dieser Thiere zu verletzen, da sie bei Berührung gleich in den Glaskörper hinein gestossen wird. Die Linse liegt lose dem Glaskörper auf und ist durch leichten schrägen Druck durch die Iris hindurch zu treiben, sobald die Cornea hinreichend weit eingeschnitten ist. Besonders bei erwachsenen Thieren wird aber die Iris bei dem stets etwas schrägen Durchtritt der Linse ziemlich stark ausgedehnt und gezerrt. Ich glaube kaum, dass ein so zartes Gebilde wie die Iris hierbei unverletzt bleibt. Demnach scheinen mir die von Erik Müller in schönen Schnittserien dargestellten einzelnen Stadien der Linsenregeneration noch nicht beweisen zu können, dass die Neubildung vom unverletzten Irisgewebe ausgeht.

Die Neubildung der Linse bei Extraction durch den Cornealschnitt wäre dann in doppelter Weise ein Novum, indem sie von einem Gewebe gebildet wird, welches im Embryo die Linse nicht bildet und auch nicht einmal durch die Entfernung der Linse verletzt wurde.

Für die Aufklärung dieses merkwürdigen, bisheran vereinzelt dastehenden, Vorganges ist es vielleicht nicht ohne Belang, dass nach meinen Versuchen bei der Kaulquappe von Rana fusca die Regeneration der extrahirten Linse in gleicher Weise stattfindet, wie bei Tritonen und Salamandern.

Gleichzeitig mit den oben geschilderten Operationen zur

galvanocaustischen Zerstörung eines Auges bei Kaulquappen habe ich bei einer grösseren Anzahl von Thieren versucht die Cornea nur in soweit zu zerstören, dass eben die Linse bei leichtem seitlichen Druck auf den Bulbus herausquellen konnte. In mehreren Fällen ist dieses auch ohne Vorfall des Glaskörpers gelungen. Die Cornealwunde ist bald verklebt und scheinbar geheilt. Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigt sich die Cornealwunde zwar durch Zellen geschlossen, aber das Cornealgewebe ist nicht hergestellt, und auch in späteren Stadien, wo sich schon die neue Linse zu stattlicher Grösse entwickelt hat, finden sich noch Lücken in den Hornhautlamellen. Die Schnitte von Erik Müller zeigen diese, wie mir scheint sehr wichtige Thatsache ebenso, wie ich sie beobachtet habe. Da gleich nach der Linsenextraction die vordere Kammer bei Bestehen der Cornealwunde sich mit Zellen solide anfüllt, so ist es möglich, dass Cornealepithelien und Zellen der bei diesen Larven über die Cornea hinziehenden Haut in das Auge gelangen und sich an der Iris entwickeln. Gewiss wird es schwer sein dieses direct nachzuweisen, aber bei der grundsätzlichen Wichtigkeit der Frage ist eine völlige Klarstellung des Vorganges auf jede nur mögliche Weise zu erstreben. Sollte die speziell von Müller hervorgehobene Thatsache sich als allgemein richtig erweisen, dass nämlich die neue Linse stets an einer bestimmten Stelle am oberen Rande der Iris gebildet wird, so würde dieser Umstand allerdings sehr für eine Abstammung der neuen Linse von Zellen der Iris sprechen.

Auf Grund meiner Versuche möchte ich zuerst betonen, dass ein Auge, an dem eine Linsenextraction gemacht ist, stets gegen das normale Auge des Thieres sehr im Wachsthum zurückbleibt und ich es für fraglich halte, ob es jemals die normale Grösse erreicht. Hierüber hoffe ich bei Wiederholung der Versuche in dem kommenden Frühjahre das Nöthige zu ermitteln.

Als die Resorption des Ruderschwanzes fast beendet war, wurde es mir schwer die Thiere mit Sicherheit zu ernähren. Ich war deshalb genöthigt, dieselben in Flemming'scher Lösung zu härten. Dann habe ich dieselben nach Behandlung mit Alkohol, in Paraffin eingebettet, geschnitten.

Um sicher zusammenhängende Schnitte zu erhalten, habe

ich nur 0,05 bis 0,1 mm dicke Schnitte machen können. Dieselben sollten auch nur Uebersichtsbilder geben. So habe ich 10 Kaulquappenköpfe in lückenlose Serienschnitte senkrecht zur Achse der Thiere zerlegt und ausser der oben beschriebenen Atrophie der operirten Augen gefunden, dass bei einem Thiere sich in dem operirten Auge eine neue Linse gebildet hatte, ganz so, wie es für die Tritonen und Salamander beschrieben ist, und ich es auch bei diesen Thieren gesehen habe. Der abgebildete Schnitt ist mit der Camera genau im Maassstabe gezeichnet und soll nur ein Uebersichtsbild geben. Merkwürdig ist, dass bei der Kaulquappe von Rana fusca, welche sonst, wie auch Barfurth hervorhebt, sich nicht durch starkes Regenerationsvermögen auszeichnet, die Linsenregeneration so schnell stattfindet.

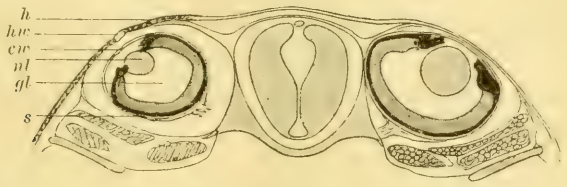


Fig. 3.

h = äussere Haut. *hw* = Hautwunde durch junge durchsichtige Zellen geschlossen. *cw* = Cornealwunde noch Spalten zeigend. *nl* = neue Linse. *gl* = Glaskörper. *s* = Sclera

Vielleicht wird dieser Fund, da Kaulquappen leichter wie Tritonen zu beschaffen und zu halten sind, dazu beitragen, die wichtige Frage nach dem Ursprung der neuen Linse bald zu lösen.

Vielleicht wird auch noch bei jungen höheren Wirbelthieren nach Linsenextration in manchen Fällen eine Regeneration stattfinden.

Versuche über die Regeneration der Extremitäten und Schwänze bei Salamandern und Tritonen.

Die Regeneration der Linse von einem Gewebe, welches dieselbe im Embryo nicht bildet, macht es nothwendig, die bisher als richtig geltenden Angaben von Philippeaux und Fraise (7), dass bei Salamandern und Tritonen die Regeneration einer Gliedmasse nur eintritt, wenn noch ein Rest derselben bei der Operation zurückgelassen war, neu zu prüfen. Im Verlaufe meiner Versuche zeigten sich so viele Besonderheiten bei

den einzelnen Thieren, dass ich mich veranlasst sah, die photographische Wiedergabe der Thiere in Lebensgrösse anzustreben. Durch die grosse Freundlichkeit des Herrn Rentner R. Kortenbach hier in Bonn, der als Amateur die photographische Technik in hohem Maasse beherrscht, bin ich im Stande, den Fachgenossen die folgenden von Herrn Kortenbach gemachten photographischen Aufnahmen meiner operirten Thiere, durch Lichtdruck vervielfältigt, zu bieten.

Auf der Photographie ist so mancherlei deutlich hervorgetreten, welches beim Betrachten der Thiere in vivo und auch im gehärteten Zustande nicht auffiel, dass ich bedauere, nicht bei diesen Versuchen schon die Thiere vor der Operation auch in Lebensgrösse photographirt zu haben. Einen Theil der Versuche werde ich deshalb wiederholen müssen. Ferner wird es nothwendig, um die Veränderungen des Skelettes zu erkennen, ebensolche Aufnahmen mit Röntgenstrahlen zu machen. So werden sich die Wachsthumsverhältnisse, Regenerationen und Hypertrophien einzelner Theile, welche im Gefolge der Operation eintreten, sicher feststellen lassen.

Eine genaue Betrachtung der in natürlicher Grösse dargestellten Thiere wird so viele Einzelheiten erkennen lassen, dass die Beschreibung nur darauf hinzuweisen braucht.

Leider sind die photographischen Aufnahmen nicht vor der Härtung der Thiere gemacht, die Bilder würden dann noch natürlicher geworden sein.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII.

Figur 1 ist eine Larve von Salamandra maculosa in dem Stadium der Entwickelung abgetödtet, wo die Kiemen zurückgebildet sind und das Thier das Wasser verlässt.

Anfangs Juni hatte ich bei 3 Larven des Erdsalamanders im Wasser das linke Hinterbein durch schnellen Scheerenschnitt dicht am Rumpfe abgetrennt. In meinem Garten habe ich, in die Erde eingegraben, die eine Hälfte eines grossen Bordeauxfasses als Aquarium benutzt. In dieser mehr wie 100 Liter grossen Wassermasse fanden kaum Temperaturschwankungen statt, und zahlreiche Kaulquappen, Frösche, Kröten und Bombinatoren gediehen in den üppig wuchernden

Wasserpflanzen sehr gut. Abgesehen von kleinen Crustern kamen Würmer, Tausendfüsse und Fliegen in Menge in das Wasser, so dass keinesfalls Nahrungsmangel herrschen konnte. Als ich aber nach 8 Tagen das Aquarium nach den operirten Salamanderlarven absuchte, fand ich nur noch eine, welche kaum gewachsen schien und sich offenbar nicht genügend ernährt hatte. Ich brachte nun das Thier in ein etwa 20 Liter Wasser haltendes Aquarium in meine Stube und fütterte dasselbe regelmässig täglich mit Tubifex rivulorum. Es dauerte noch einige Tage, bis ein Wachsthum des Thieres und eine Sprossung an der Operationsstelle entdeckt werden konnte. Das Thier wurde immer lebhafter in seinen Bewegungen und es bildete sich ein weisslich aussehender Spross an der Operationsstelle, welcher nach wenigen Tagen schon die Anlage der Zehen erkennen liess. Am 15. August hatte das neue Bein $^4/_5$ der Grösse des rechten erreicht. Das Wachsthum war aber in den letzten 8 Tagen unbedeutend. Vielleicht ist die Ursache die beginnende Verwandlung des Thieres gewesen. Da ich das Thier auf dem Lande nicht sicher genug ernähren konnte und ich mich längst überzeugt hatte, dass der Fortschritt im Wachsthum, vor allem aber die Regeneration wesentlich durch gute Fütterung beschleunigt wird, habe ich das Thier in Formalinsalzlösung nach Jores (22) gehärtet und, wie Jores vorschreibt, in zur Hälfte mit Wasser verdünntem Glycerin aufgehoben. Bei der photographischen Aufnahme ist das Thier, welches mit den anderen durch Nadeln auf einer mit Karton bespannten Wachstafel befestigt war, etwas eingetrocknet. In Zukunft glaube ich aber, dass es gelingen wird, das natürliche Aussehen weit besser zu erhalten.

Die Regeneration einer bis auf einen kleinen Stumpf amputirten Extremität bei der Larve von Salamandra maculosa ist also in 10 Wochen bis auf $^4/_5$ der natürlichen Grösse möglich. Ob aber diese neue Extremität jemals genau so gross wird wie die unverletzte, glaube ich auf Grund anderer Versuche bezweifeln zu müssen. Meines Wissens existirt keine Angabe darüber, dass eine Extremität völlig normal in Form und Grösse regenerirt wäre. Leider ist es sehr schwierig diese Thiere in der Gefangenschaft lange genug ganz gesund zu erhalten. Für die genauere histologische Untersuchung dieses merkwürdigen Regenerationsvorganges hoffe ich das nöthige Material demnächst zu bekommen.

Die Larve des Erdsalamanders scheint mir für diese Versuche wohl das geeigneteste Objekt zu sein.

Fig. 2 ist ein Triton taeniatus, dem ich am 1. Juli das linke Hinterbein dicht am Rumpfe mittelst Scheerenschnitt abgetrennt hatte. Am 15. August ist die Regeneration erst soweit, wie aus dem Bilde ersichtlich ist, fortgeschritten. Deutlich erkennbar ist aber bereits die Anlage einer 6. Zehe. Das rechte Hinterbein scheint besonders im Fusse bereits etwas hypertrophirt. Diese, wie ich glaube, stets sofort nach der Amputation einer Gliedmasse bei diesen Thieren auftretende Hypertrophie der stärker belasteten Gliedmasse, hoffe ich in diesem

Jahre durch Photographie der Thiere vor und nach der Operation zu verschiedenen Zeitpunkten sicher festzustellen.

Figur 3, 4, 5, 6, 7 zeigen, wie verschiedenartig die Folgen der Amputation einer vorderen Extremität bei Triton taeniatus sein können.

Figur 3 zeigt, wie in 10 Wochen eine eben unter dem Ellenbogengelenk abgetrennte vordere linke Extremität sich zu $^4/_5$ der rechten regenerirt hat.

Bei Betrachtung des Bildes mit der Loupe kann man noch deutlich die Schnittstelle erkennen. Ebenso tritt der Unterschied in der Haut auf den beiden Extremitäten auch im Bilde deutlich hervor und lässt die regenerirte Parthie genau erkennen. Die Regeneration eines Unterarmes und Fusses allein erfolgt demnach jedenfalls viel leichter und schneller, als wenn das Ellenbogengelenk mitregenerirt werden musste.

Figur 4, 5, 6, 7 zeigen, dass bei älteren Tritonen die Regeneration einer sehr hoch amputirten vorderen Extremität sehr schwierig ist und wohl in den meisten Fällen selbst nach Jahresfrist nur ein Rudiment vorhanden ist.

Auffällig ist bei 5, 6, 7 die bedeutende Verlängerung des Schwanzes. Hierdurch haben die Thiere offenbar die durch die Operation geschädigte Bewegungsfähigkeit wieder auszugleichen gesucht.

Figur 8 zeigt ebenfalls die Schwierigkeit der Regeneration einer hoch amputirten vorderen Extremität, sowie die compensatorische Hypertrophie der hinteren Extremitäten. Diesem Thiere hatte ich zugleich mit der Abtrennung der vorderen Extremität etwa ein Drittel des Schwanzes abgeschnitten. Schnell ist dieses Schwanzstück regenerirt, aber es ist schon in seinem Aeusseren von der Norm sehr unterschieden. Ob sich diese Bildung noch weiter umwandelt und schliesslich der Schwanz wieder wie der ursprüngliche wird, muss sich erst bei weiteren Versuchen herausstellen.

Nach den folgenden Versuchen 9, 10 muss es überhaupt fraglich erscheinen, ob bei erwachsenen Tritonen eine Regeneration des Schwanzes mit Wirbeln stattfinden kann.

Da die Amputation eines grösseren Stückes des Schwanzes bei älteren Tritonen mit einem grossen Blut- und Lymphe-Verlust verbunden ist, habe ich bei 9 den Schwanz nicht direkt amputirt, sondern zuerst mit der Lochzange ein Stück Wirbelsäule entfernt an der Stelle, wo ich eine Amputation beabsichtigte.

Dieses Loch heilte aber nicht, wie ich erwartet hatte, zu, sondern der ganze Schwanz war in wenigen Tagen mit Pilzen dicht bewachsen und wurde von da ab in einem Stück gangränös und abgestossen.

Bei 10 hatte ich einen 2 cm langen vom letzten Drittel des Schwanzes schräg gegen die Schwanzwurzel verlaufenden Schnitt mit der Scheere gemacht, ohne, dass eine besondere Blutung entstanden wäre. Die Wirbelsäule war ebenfalls durch diesen Schnitt nicht verletzt worden. Der Schnitt endete oberhalb der Wirbelsäule etwa 1 cm von den hinteren Extremitäten entfernt. Nach einigen Tagen wurde

das obere dreieckige Stück abgestossen und nach 8 Tagen auch das untere Schwanzstück im Ganzen. Wenn man halbmondförmige Stücke aus der Schwanzflosse herausschneidet, so habe ich in mehreren derartigen Versuchen wohl ein Verheilen der Schnittstelle gesehen, aber keine Neubildung des Saumes.

Bei 9 sowie bei 10 ist nur ein hautartiges kleines Stückchen in 6 Wochen an der Amputationsstelle gewachsen. Der linke Vorderfuss bei 9 hat eben die Regeneration begonnen.

Die Thiere 9 und 10 sind aber durch den Verlust des Schwanzes in ihren Bewegungen viel mehr behindert gewesen als alle anderen, weil sie ohne sich anzuklammern stets auf dem Kopfe stehen mussten. Im freien Wasser konnten die Thiere kaum noch in die Höhe schwimmen.

Figur 11, 12, 13 zeigen, dass bei alten Tritonen in 2 Monaten die Regeneration abgeschnittener Extremitäten eben beginnt, während in dieser Zeit die Hypertrophie der unverletzten Extremitäten, sowie des Schwanzes schon stark ausgebildet ist.

Schon v. Siebold (11) hatte 1828 erklärt, dass nach Setzung einer Wunde bei Salamandern und Tritonen die Reproductionskraft bei diesen Thieren zu einer Hyperproduction gewisser Theile führe. Diese Thatsache ist von Barfurth dann näher richtig dahin präcisirt worden, dass sich solche superregenerativen Neubildungen beim Axolotl durch complicirte Amputation künstlich hervorbringen lassen und dass dieselben um so leichter auftreten, je näher die Amputationsfläche dem proximalen Ende der Extremität liegen, also je complicirter die regenerative Leistung ist.

Meine Versuche haben durchweg dasselbe ergeben. Nur möchte ich bemerken, dass die Reproductionskraft und Schnelligkeit bei der Amputation kleiner Extremitätentheile grösser ist als bei complicirter Amputation grösserer Theile. Die Bildung überflüssiger Theile kann demnach wohl nicht in der energischen Reproduction begründet sein.

Barfurth giebt ferner an, dass die Regeneration einer fünffingerigen Hand beim Axolotl ein Rückschlag auf die ursprünglich normaler Weise fünffingerige Hand der Amphibien ist. Mit Rücksicht auf diese merkwürdige Thatsache, welche von grundsätzlicher Bedeutung zu sein scheint, sind die Angaben von Boulenger (3) und Werner (15), wonach regenerirende Eidechsenschwänze in der Beschuppung atavistische Regeneration zeigen, genauer Nachprüfung bedürftig.

Richtig ist jedenfalls, wie das meine Figur 8 zeigt, dass

ein regenerirtes Schwanzstück bei Tritonen sich von dem ursprünglichen Gebilde unterscheidet.

Auf Grund meiner Versuche möchte ich Folgendes noch besonders hervorheben: Bei Regenerationen findet niemals eine restitutio in integrum statt. Der regenerirte Theil ist immer etwas kleiner. Bei älteren Thieren tritt während der Regeneration eine Hypertrophie des vicariirenden Theiles ein, welche wahrscheinlich sehr bedeutend sein kann. Das neue Glied müsste demnach auch grösser werden, wenn es das andere einholen sollte. Die Leichtigkeit und Schnelligkeit der Anpassung bei Amphibien und Reptilien ist offenbar viel grösser als bei höheren Thieren und muss unter Zuhülfenahme der Photographie weiter verfolgt werden. Die Bildung einer neuen Linse nach Extraction findet bei Salamandern, Tritonen und auch bei der Kaulquappe von Rana fusca übereinstimmend so statt, wie es die Abbildungen von Colucci, G. Wolff und Erik Müller angeben.

Sichere Aufschlüsse über die Muttersubstanz der neuen Linse können nach meinen Beobachtungen nur durch genaues Studium der im Auge kurz nach der Operation stattfindenden Vorgänge erlangt werden.

— — —

Zum Schlusse möchte ich Herrn Geh.-Rath Freih. von la Valette St. George für das freundliche Interesse, welches er meinen Arbeiten entgegenbringt, so wie die Liberalität, mit der er mir die Benutzung der Hülfsmittel seines Institutes gestattet, verbindlichsten Dank sagen.

Literaturverzeichniss.

1. Barfurth, D., Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaassentheile bei Amphibien. Arch. f. Entwick.-Mechanik Bd. 1.
2. Derselbe, Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Arch. f. Entwick.-Mechanik Bd. 1.
3. Boulenger, On the Scaling of the reproduced tail in lizards. Proc. Zool. Soc. London 1888.
4. Colucci Vincenzo, Sulla rigenerazione parziale d'ell' ochio nei Tritoni. Mem. Acad. Bologna (5) T. 1. 39. 2. tav. 1892.

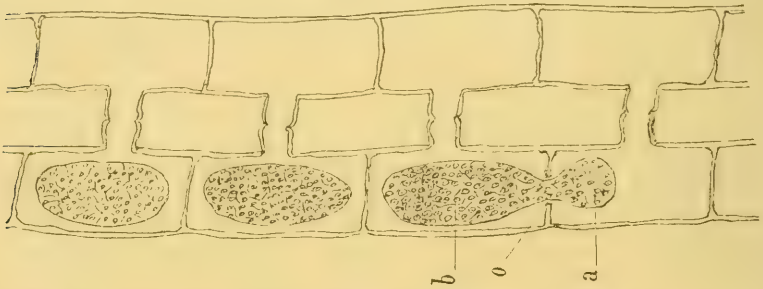
5. Derselbe, Referat über 4. In Zool. Jahresber. f. 1891, herausgeg. von der Zool. Station zu Neapel. Berlin 1892. Ausserdem im Zool. Jahresber. 1895, p. 206.
6. Emery, Bologna, Wer hat die Regeneration der Augenlinse aus dem Irisepithel zuerst erkannt und dargestellt? Anat. Anz. Januar 1896.
7. Fraisse, P., Die Regeneration von Organen und Geweben bei den Wirbelthieren etc. Cassel u. Berlin 1895.
8. Herbst, Curt, Ueber die Entwickelung antennenähnlicher Organe. Arch. f. Entwick.-Mechanik, Bd. 2, S. 544. 1895. Taf. 31.
9. Müller, Erik, Ueber Regeneration der Augenlinse nach Extirpation derselben bei Triton. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 47, S. 23.
10. Piana, Richerche sulla Polidactilia acquisita determinata sperimentale nei tritone et sulla coda supernumerarie nelle lucertole. Richerche Lab. di Anat. normale di Roma Vol. 4, 1894, p. 66.
11. v. Siebold, Observationes quaedam de salamandris et tritonibus. Diss. Berolini 1828.
12. Spallanzani, Physikalische u. mathemat. Abh. Leipzig 1796.
13. Tornier, G., Ueber Hyperdactylie, Regeneration und Vererbungen mit Experimenten. Arch. f. Entwick.-Mechanik Bd. 3, S. 469.
14. Derselbe, Ueber Hyperdactylie, Regeneration etc. Arch. f. Entwick.-Mechanik Bd. 4, Heft 1.
15. Werner, Franz, Ueber die Schuppenbildung des regenerirten Schwanzes bei Eidechsen. Sitzungsber d. kais. Acad. d. Wissensch. Wien, Bd. 105, Abth. 1. 1896.
16. Wolff, Gustav, Bemerkungen zum Darwinismus etc. Biol. Centralblatt Bd. 14, S. 609. 1894.
17. Derselbe, Entwickelungsphysiologische Studien. Arch. f. Entw.-Mechanik Bd. 1, S. 330.
18. Samuel, Realencyklopädie der Medicin von A. Eulenburg. Bd. 16, 2. Aufl.
19. Bonnet, Ouvres d'Histoire naturelle et de Philosophie. T. 5, 1. partie, p. 356. Neuchatel 1781.
20. Blumenbach, Specimen Physiolog. comparativae inter animantia. calidi et frigidi sanguinis. Vol. 8. p. 95.
21. Philippeaux, Note sur la production de l'Oeil chez la salamandre aquatique. Gazette Medicale de Paris, 51. année, 6. Serie, T. 2. 1880.
22. L. Jores, Die Conservirung anatomischer Präparate in Blutfarbe mittels Formalin. Centralbl. f. Allg. Pathol. u. Patholog. Anatomie. Bd. VII. 1896.

Ein Fall von Copulation zweier Zygoten einer Spirogyra sp. (?).

Von

C. P. Lommen, an der Universität von Süd-Dakota.

Gegen Ende des Jahres 1892 beobachtete ich an der Universität von Süd-Dakota einen Fall von Copulation zwischen zwei Zygoten oder befruchteten Eiern. Eine grosse Anzahl in Conjugation begriffener Fäden der Spirogyra wurden zuerst in Chromsäure fixirt, dann mit Safranin gefärbt und in Glycerin eingeschlossen; in jedem Fall war nur ein Paar der Fäden auf einem Objektträger. Von diesen Präparaten stellte das eine das wohlbekannte Stadium dar, in welchem die Zellen des einen Fadens alle leer sind, während jede des anderen eine Zygote enthält. Durch die etwas tiefe Färbung hoben sich diese Zygoten



scharf ab von den hellen Scheidewänden. In der Wand, welche zwei dieser Zellen trennte, war eine Oeffnung (*o*), durch welche die Zygote (*a*) der einen hindurchwanderte. Der grössere Theil davon war hinübergeschlüpft und war mit der Zygote (*b*) der andern Zelle in Copulation begriffen. Da ich keine Gelegenheit hatte, die Literatur darüber nachzulesen, weiss ich nicht, ob etwas Aehnliches schon früher beobachtet worden ist.

(Aus dem I. anatomischen Institut in Berlin.)

Ueber die Entwicklung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie“ und ihrer Umgebung bei Lepidosteus osseus.

Von

Friedrich W. Müller,
Dr. med. in Berlin.

Hierzu Tafel XIX und XX.

Einleitung.

Es ist bekannt, dass sich am Kiemendeckel von Lepidosteus zwei Kiemen finden, welche einen gleichartigen Bau besitzen und mit ihren Enden an einander stossen. An diese Kiemen knüpft sich eine literarische Discussion, indem von der einen Seite behauptet wird, dass es sich dabei um zwei verschiedene Kiemen (Hyoid- und Spritzlochkieme) handle, während von der anderen Seite die Meinung vertreten wird, dass es zwei Stücke einer Kieme, der Hyoidkieme, seien. Auf der einen Seite stehen Joh. Müller, Dohrn u. A., auf der anderen Seite Gegenbaur, Balfour, Wright. Zur Aufklärung der Frage hat man nicht allein die Kiemen selber verwerthet, sondern auch die zu- und ausführenden Gefässe derselben und die Verbindung der letzteren mit den Kopfgefässen, die Spritzlochtasche und die Nerven heranzuziehen versucht; es fehlt jedoch der Nachweis der Genese der Kiemen selbst. Schon von anderer Seite (Balfour und Parker, Wright) ist hervorgehoben worden, dass diese Kiemen verhältnissmässig spät, man kann sagen, auffallend spät hervortreten, worauf im Wesentlichen der negative Ausgang der früheren Untersuchungen zurückzuführen ist. Ich befand mich jedoch in der glücklichen Lage, durch Benutzung eines von den Herren H. Virchow und Fülleborn gesammelten Materials die geeigneten Stadien für die Lösung dieser Aufgabe zu finden.

Ueber die Literatur dieses Gegenstandes und die Erörterung der morphologischen Fragen ist von A. Dohrn in seiner

Arbeit „Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers“ (Cit. 6) mit Abdruck der Originalstellen der einschlägigen Abhandlungen so ausführlich geschrieben, dass eine Recapitulation derselben wohl eine lästige Wiederholung wäre; ich gehe deswegen hier nicht genauer auf die Literatur ein, sondern werde die Arbeiten im Verlaufe der Untersuchungen citiren.

Bevor ich nun meine Ergebnisse darstelle, will ich zunächst die nöthigen Nachweise über Material und Technik geben und im Interesse der Klarheit die von mir gebrauchten Ausdrücke definiren.

Material und Technik: Das Material, welches mir für diese Untersuchungen in liebenswürdigster Weise von Herrn Prof. Hans Virchow zur Verfügung gestellt wurde, ist theils von dem genannten Herrn selbst am Blake Lake im Staate New-York, theils von Herrn Fülleborn in Oconomowoc (Wisconsin) gesammelt worden (Cit. 10). Es ist in beiden Fällen dieselbe Species, Lepidosteus osseus, und die Exemplare zeigen in den entsprechenden Stadien nur den Unterschied, dass die des Fülleborn'schen Materials infolge künstlicher Fütterung etwas kleiner sind als die anderen. Zur Conservirung wurden die verschiedensten Reagentien angewendet: Chromsäure, Müller'sche Flüssigkeit, Sublimat, Formalin und Platinchlorid. Die Form zeigte sich am besten erhalten bei den in Chromsäure gehärteten Objekten, und ich wählte deswegen, da es mir hauptsächlich auf die Form ankommen musste, diese. Für die vorliegende Arbeit wurden die Stadien I—V aus dem Material des Herrn Virchow, als VI. ein Exemplar von dem übrigen Material gewählt. Bei der Verarbeitung zeigte sich, dass die Gestalt der Organe, die Form der Zellen u. s. w. vorzüglich erhalten, dass aber die Färbbarkeit des Materials sehr beeinträchtigt war, wahrscheinlich durch das lange Liegen; es färbte sich im Schnitt mit keiner der üblichen Kernfarben, sondern es musste die Heidenhain'sche Eisen-Hämatoxylinmethode angewendet werden, welche zwar ziemlich viel Zeit in Anspruch nahm, aber auch sehr gute Resultate ergab (vergl. die Querschnittzeichnungen).

Die Verarbeitung der einzelnen Stadien geschah in der Weise, dass zunächst genaue Zeichnungen des Thieres im auffallenden und im durchfallenden Lichte bei bestimmter Vergrösserung angefertigt wurden. Das Schneiden der Objekte ge-

schah bei Paraffineinbettung nach Anlegung von Richtebenen und -linien zum Zweck der Reconstruktion. Als Schnittdicke nahm ich zuerst 15 μ an, um ein Zusammenschieben der Schnitte zu verhindern, und kam damit vollständig bei den älteren Stadien (V und VI) aus. Für die jüngeren Stadien war aber auf 15 μ-Schnitten wenig zu sehen und deswegen wurde diese in Serien zu 10 μ geschnitten. Um eine genaue Orientirung über die Topographie der Organe zu erhalten, wurden mehrere Stadien in drei Ebenen geschnitten: sagittal, frontal und quer, die anderen wurden quer zerlegt, wie auch die Reconstruktionen nur nach Querschnitten angefertigt wurden. Da es aus den Schnitten allein, zumal bei einem fast unbekannten embryologischen Material, kaum möglich war, eine genaue Vorstellung von dem Verlauf und der Lage des Spritzlochganges zu bekommen, wurden zwei Stadien plastisch reconstruirt, von denen aber nur das ältere (Fig. 14) eine Spritzlochtasche resp. -Gang ergab, während das jüngere kaum irgend welche Besonderheiten zeigte. Die Reconstruktion erfolgte nach der Born'schen Wachsplattenmethode, und zwar wurde jeder einzelne Schnitt gezeichnet und als Wachsplatte ausgearbeitet.

Die Gefässbilder sind auf die Art gewonnen, dass sämmtliche Schnitte der Serie mit allen Gefässdurchschnitten gezeichnet wurden und dann durch Abmessungen der Entfernungen von der Medianebene resp. der Richtebene der Verlauf der Gefässe eruirt wurde. Auf photographischem Wege wurden durch Verkleinerung sodann diese Figuren auf die bestimmte Grösse gebracht. Die Organe des Kopfes sind nur in den Umrissen gegeben um die Vorstellung von der Lage der Gefässe zu erleichtern. Zugleich habe ich die Zeichnungen soweit ausgeführt, dass in den wichtigsten Stadien die Form u. s. w. des Kopfes deutlich wird und diese Zeichnungen bis zu einem gewissen Grade das Oberflächenbild ersetzen. Die Schnittzeichnungen (Figg. 1, 4, 7, 8, 9) sind mit der Feder auf das Genaueste unter dem Mikroskop gezeichnet und zur Controle photographirt.

Ausdrücke und Bezeichnungen.

Ich unterscheide:

Spritzlochgang, -strang, -tasche.

Visceralbogen — Kiemenbogen.

Bogengefässe — Kiemengefässe.
Zuführende — ausführende Kiemenarterien.
Dorsales und ventrales Randgefäss des Kiemendeckels.

A. branchio-opercularis nenne ich die Fortsetzung der ventralen Verlängerung der ersten ausführenden Kiemenarterie innerhalb der lateralen Rachenwand bis zur Vereinigung mit der A. hyoideo-opercularis. Das vereinigte Stück bis zur Einmündung in das ursprüngliche erste Visceralbogengefäss bezw. bis zur Stelle der späteren Pseudobranchie: A. afferens spiracularis.

Als A. efferens spiracularis bezeichne ich die Carotis interna Joh. Müller's.

Untersuchungsergebnisse.

I. Stadium.

Oberflächenbild: Die jüngste Larve, welche zu diesen Untersuchungen verwendet wurde, ist sogleich nach dem Ausschlüpfen conservirt. Sie hat eine Länge von 8 mm und besitzt einen Dottersack, der noch etwa die Hälfte des Thieres einnimmt (3,8 mm). Die Körperform ist plump und erinnert auffallend an die eben ausgeschlüpfte Froschlarve (Cit. 10). Im Leben ist diese Aehnlichkeit noch grösser, da beide Larvenarten mittels einer Saugscheibe sich an der Unterseite von Pflanzen, Steinen u. s. w. festhalten. Der Kopf ist kurz und wenig gegliedert, seine Organe treten nur schwach hervor. Hinter der am Vorderende sitzenden Saugscheibe liegt die annähernd viereckige Mundöffnung ganz dicht vor dem Dotterorgan; Unterkiefer sind noch nicht angedeutet. Die erste Kiemenspalte ist bereits vollständig geöffnet und dadurch der Kiemendeckel, welcher vor derselben liegt, schärfer abgesetzt. Er hat, wie sich bei der Betrachtung von oben zeigt, die Form eines sehr stumpfwinkligen Dreiecks, dessen Basis von ventral und vorn dorsal- und rückwärts verläuft; in Seitenansicht, wovon Fig. 2 einen ungefähren Eindruck giebt, erscheint er in Verkürzung als ein S-förmiger Wulst. Die Kiemenbogen werden ganz von ihm bedeckt, sonst würde man vielleicht schon den ersten und zweiten Bogen getrennt finden, da sich zwischen ihnen bereits eine Furche, wenn auch noch keine Spalte zeigt. Zwischen dem Kiemendeckel und dem Auge ist die Oberfläche vollkommen glatt und zeigt keinerlei Oeffnung, die dem

Spritzloch entsprechen könnte, nicht einmal eine Einsenkung. Das hintere Körperende verläuft in gerader Richtung und ist hinter dem Dotterorgan dorsal und ventral von einem Flossensaum umgeben, der nach hinten zu breiter wird, aber das Ende der Chorda nur wenig überragt; die späteren unpaaren Flossen sind durch Pigmentirung angedeutet. Die Analöffnung liegt etwa in der Mitte zwischen Dottersack und Schwanzspitze.

Ergebniss der Serie: 1. Anlage des Spritzlochkanales: Mitten zwischen Hinterrand des Auges und Vorderende des Gehörorgans sieht man in dem Winkel, welchen die laterale und dorsale Wand der Rachenhöhle mit einander bilden, eine ganz flache Einsenkung, von welcher ein blinder Strang lateral- und dorsalwärts und zugleich, wie die Verfolgung der Serie lehrt, ein wenig rückwärts geht. Dieser Strang ist auf sechs Schnitten (10 μ) zu verfolgen und zwar so, dass die ersten zwei das pharyngeale Stück, die letzten beiden das laterale enthalten, während auf den mittleren die Zellenreihen, welche den Strang bilden, vollständig getroffen sind. Daraus geht hervor, dass der Strang die Gestalt eines Cylinders hat, welcher von vorn medial und ventral lateral-, dorsal- und rückwärts zieht. Er erreicht die Epidermis, ohne mit ihr in Verbindung zu treten, letztere zieht vielmehr ohne Veränderung ihres Charakters und ohne Aenderung des Niveaus über denselben hinweg (Fig. 1). Ein Lumen fehlt dem Strange gänzlich; derselbe ist gebildet von zwei Reihen Zellen, welche eine Fortsetzung der tieferen Zellenlage des zweischichtigen Rachenepithels sind, nur an dem kegelförmigen, pharyngealen Ende des Stranges findet sich auch eine Einstülpung der oberflächlichen Lage des Pharynxepithels in Gestalt eines Zapfens (s. Fig. 1). Zu diesem Strange tritt von dorsal und hinten ein Nerv, welcher sich nur bis zu den Zellen desselben, nicht weiter verfolgen lässt, und dessen Beziehung zu dem Strange durch die späteren Stadien klar wird (Fig. 1 *R. o.*).

2. Kiemenbogen: Die erste Kiemenspalte, d. h. die Spalte zwischen dem Hyoidbogen und dem ersten Kiemenbogen ist, wie erwähnt, vollkommen durchgängig, die Trennung zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen ist, wie gleichfalls erwähnt, durch eine Furche angedeutet, aber nicht durchgeführt. Von

dem dritten und vierten Kiemenbogen ist noch nichts zu sehen, ebensowenig findet sich eine Spur von Kiemenblättchen.

3. Herz und Gefässe. a) Herz: Das Herz hat eine Lage, welche von der bei älteren Stadien abweicht und durch die Grösse und Gestalt des Dotterorgans bedingt ist. Die Längsachse steht fast senkrecht, ist aber eher etwas dorsal- und rückwärts geneigt, sodass der Winkel zwischen dem Truncus und den Kiemenbogen älterer Stadien ausgeglichen ist (Fig. 2 *Co.*).

b) Truncus: Der Truncus ist ein sehr kurzes, dickes Gefäss, da sich die aus ihm hervorgehenden Aeste sofort hinter dem Herzbeutel abzweigen (Fig. 3 *Tr.*).

c) Bogengefässe: Es giebt vier bogenförmige Gefässe in diesem Stadium, welche von der ventralen Seite aus dem Truncus nach der dorsalen Seite emporbiegen, um hier die Aorta und Carotis zu bilden. Aus dem Truncus entspringen sie mit zwei Stämmchen, von denen das erste (*arc. I+II*, Fig. 3) die beiden vorderen, das zweite (*arc. III+IV*, Fig. 2 u. 3) die beiden hinteren Bogengefässe entsendet. Das erste verläuft seitwärts [1]) (s. Fig. 3 *arc. I+II*) und theilt sich vor der unteren Ecke der Kiemendeckelbasis in die beiden ersten Bogengefässe (Fig. 2 u. Fig. 3 *arc. I* u. *arc. II*). Von diesen biegt das vordere (*arc. I*) in derselben Querebene empor und erreicht vor der Anlage des Spritzlochganges die Carotis (*Ca.*).

Das zweite Bogengefäss verläuft rückwärts und aufwärts am Rande des Kiemendeckels und tritt hinter der Anlage des Spritzlochkanales in die Carotis ein. An diesem Bogengefässe (*arc. II*) findet sich eine Anastomose (*an.*) zum vorderen Bogen und nach hinten hin eine im Kiemendeckel gelegene Schleife, von welcher noch zwei kurze Aeste ausgehen, die in der oberen Ecke des Kiemendeckels endigen (Fig. 2 u. 3 *arc. II, arc. II'*).

Das hintere Stämmchen (*arc. III+IV*) ist kürzer als das vordere und breiter, ausserdem rückwärts gerichtet; es spaltet sich in zwei gleich starke Aeste (*arc. III* u. *arc. IV*). Diese biegen der Medianebene näher, als das eben beschriebene Bogengefäss nach der dorsalen Seite um und treten, rückwärts gerichtet, ohne seitliche Gefässe abgegeben zu haben, in übereinstimmender Weise an die Aorta (*Ao.*) heran.

1) Auf Fig. 2 ist es nicht sichtbar, da es von dem aufsteigenden Aste verdeckt wird.

d) Carotis und Aorta: Aus der Vereinigung der vier Bogengefässe geht ein paariger dorsaler Längsstamm hervor, der die Carotis und Aorta enthält. Im Gegensatz zu späteren Stadien ist also bemerkenswerth, dass die beiden Aorten noch bis hinter die Einmündung der Aa. effer. branch. II (*arc. IV*) getrennt sind und davon hängt es auch ab, dass die Aorta in der geraden Verlängerung der Carotis liegt. Da eine Anastomose zwischen beiden Carotiden fehlt, so ist die Abweichung des Bildes von dem des bekannten Kopfkreises der Selachier und Teleostier sehr erheblich. Fig. 3 zeigt, dass das dritte und vierte Bogengefäss in die Aorta rückwärts, das erste dagegen nach vorn in die Carotis gerichtet ist, während das zweite ungefähr rechtwinklig auf das hintere Stück der Carotis auftrifft. Man kann daraus wohl direkt auf die Strömungsverhältnisse schliessen. Das vorderste Stück der Carotis berührt auf seinem Verlaufe die einzelnen Organe des Kopfes und giebt kurze Aeste an dieselben ab (Fig. 2 u. 3 *o. n.*).

II. Stadium.

Oberflächenbild: Die nächste untersuchte Larve ist zwar nur wenig älter, zeigt aber gegen die vorige ganz erhebliche Unterschiede. Der ganze Körper ist mehr in die Länge gezogen, die Formen sind schlanker. Die Länge misst 10,9 mm, die des Dotterorgans 4,3 mm; letzteres ist schmaler und länger geworden, wenn auch relativ, d. h. im Verhältniss zur Körperlänge, kürzer als im ersten Stadium. In dorsoventraler Richtung ist der Durchmesser gleich geblieben; die Dottermenge hat also nicht ab-, scheint vielmehr zugenommen zu haben, was bei anderen Wirbelthieren Analogieen findet und nur durch Wasseraufnahme zu erklären ist, da ja zugleich ein Theil des Dotters für den Aufbau des Körpers verbraucht wird. Der Kopf ist stark nach vorn gewachsen, seine Organe treten deutlicher hervor. Die Saugscheibe ist noch vollständig erhalten und zeigt die Saugnäpfe; zwischen ihr und dem Auge liegt die einfache Nasenöffnung und zwar direkt an der vorderen (nasalen) Seite desselben. Das Auge ist gross, die Stelle der Linse ist auch bei conservirten Larven deutlich durch Pigmentmangel innerhalb eines pigmentirten Ringes zu unterscheiden. Die Gehirnabschnitte sind wie beim I. Stadium von aussen gut zu erkennen und werden

bei der Betrachtung im durchfallenden Lichte noch deutlicher. Hinter der Saugscheibe liegt ventral die ziemlich kleine Mundöffnung, hinter welcher die Anlagen der Unterkiefer vor dem Dotterorgan als rundliche Wülste hervorspringen. Eine ganz rapide Entwicklung hat während dieser Zeit der Kiemendeckel durchgemacht. Seine Basis steht fast senkrecht zur Längsachse des Körpers und beginnt dorsal hinter der Wölbung der Gehörkapsel, ventral zwischen Unterkiefer und Vorderende des Dotterorgans. Seine Form[1]) ist jetzt die eines rechtwinkligen Dreiecks, die Fläche ist stark nach lateral convex gekrümmt. Die Kiemenbogen werden bis auf eine kleine Ecke am oberen Rande, wo zwei Kiemenspalten eben sichtbar sind, vollständig bedeckt, sodass sich die Zahl der Kiemenbogen von aussen nicht erkennen lässt. Das Herz ist durch einen Wulst am vorderen Ende des Dotterorgans angedeutet, seine genaue Lage aber ist erst aus den Schnitten abzuleiten. Die vordere Extremität hat eine gerade Basis und einen halbkreisförmigen Rand und beginnt vorn in derselben Querebene, in der die Spitze des Kiemendeckels liegt; die beiden Extremitäten divergiren nach hinten zu. Der übrige Theil des Körpers zeigt durch Pigmentirung deutlich die Eintheilung in Muskelsegmente, von denen man, bei dem einen der untersuchten Exemplare, welches quer geschnitten wurde, 65 mit Sicherheit erkennen kann. Der Flossensaum hat noch dieselbe Ausdehnung wie beim vorigen Stadium, zeigt aber schon an den Stellen der späteren unpaaren Flossen Verbreiterungen und Pigmentflecken. Die hinteren Darmabschnitte zeigen wenig Unterschiede gegen das frühere Verhalten.

Ergebniss der Serie. 1. Anlage des Spritzlochkanals: Die Anlage des Spritzlochkanales ist in ihrer Entwicklung gegen die äussere Form und die übrigen Organe stark zurückgeblieben; die Einsenkung des Rachenepithels ist nur wenig stärker als im I. Stadium und der Zellenzapfen aus der oberflächlichen Schicht des Epithels ist etwas weiter lateralwärts gewachsen, wodurch der pharyngeale Theil des Zellstranges trompetenartig erweitert wird; sonst sind die Verhältnisse unverändert (Fig. 4).

---

1) Auf Figur 5 u. 6 ist das hintere Ende nach innen umgeschlagen, daher die geradlinige Begrenzung.

2. Kiemenbogen: Sehr erhebliche Veränderungen zeigen sich naturgemäss im Verhalten der Kiemenbogen und der Gefässe. Es sind bereits vier Kiemenbogen angelegt, von denen die drei ersten schon Kiemenblättchen von fast rundem Querschnitt ohne die feineren, secundären Blättchen besitzen. Der vierte Bogen ist hinten noch nicht durch eine Spalte von der Pharynxwand getrennt, er liegt als kleiner Wulst vor dem Eingang in den Schlund.

3. Herz und Gefässe. a) Herz: Durch die Verkleinerung des Dotterorgans und das Wachsthum des Kopfes nach vorn hat die Lage des Herzens eine wesentliche Veränderung erfahren. Die Spitze ist nach hinten gerichtet, der Truncus nach vorn, sodass die Achse jetzt im Gegensatz zu dem I. Stadium vorn ventral und hinten dorsal- und vorwärts gerichtet ist. Der Blutstrom erfährt dadurch eine Knickung und verläuft in einem stumpfen, nach hinten offenen Winkel (Fig. 5 *Co.*).

b) Truncus: Der Truncus liegt wie beim vorigen Stadium vor der Spitze des Dotterorgans und ist gleichfalls sehr kurz und dick, da sich die Gefässe sogleich verzweigen (Fig. 6 *Tr.*).

c) Bogengefässe: Ausserordentlich wichtige Abweichungen zeigt dieses Stadium gegen das jüngere in Bezug auf die Bogengefässe. Wie erwähnt, ist die Zahl der wahren Kiemenbogen auf vier vermehrt, die Gesammtzahl der angelegten Bogen ist also sechs. Von diesen sind die beiden vordersten am stärksten verändert; aus dem Truncus (*Tr.*) entspringt wie beim I. Stadium ein starker Stamm (*h. c.*), der ebenso zuerst genau lateralwärts verläuft, sich dann aber nicht in zwei sich dorsalwärts wendende Aeste theilt, sondern mit mehreren Verzweigungen, die sämmtlich nach hinten verlaufen, ein grosses Netz feiner Capillaren[1]) auf dem ventralen Theile des Kiemendeckels bildet.

Die beiden früheren dorsalen Endstücke dieses Stammes sind auch jetzt noch erkennbar. Sie erscheinen in diesem Stadium als zwei starke Gefässe, von denen das eine (*d. I.*) vor, das andere (*d. II.*) hinter der Anlage des Spritzlochkanales in die Carotis mündet. Die Verbindung mit dem ursprünglichen gemeinsamen Stamm (*h. c.*) ist jetzt durch feine Aeste hergestellt,

1) Diese Verzweigungen des ventralen Randgefässes des Kiemendeckels sind in der Zeichnung fortgelassen.

von denen der eine, längste, dem früheren Hauptgefäss zu entsprechen scheint. Diese feineren von der ventralen Seite herkommenden Gefässe vereinigen sich zu einem in der lateralen Rachenwand liegenden Querast (Fig. 5 u. 6 *Qu.*), der direkt mit dem ersten und durch eine Anastomose (Fig. 5 u. 6 *an.*) mit dem zweiten Bogengefäss (-Rest) in Verbindung steht. In den zweiten Bogen mündet ausserdem noch ein stärkerer Ast von ventral und einer vom dorsalen Rande des Kiemendeckels kommender ein (Fig. 5 u. 6 *h. d.*). Zwischen allen Aesten der oberen Bogengerässtheile und dem ventralen Stammstücke besteht ein sehr reiches Netz von Anastomosen und Capillaren.

Der Unterschied zwischen den beiden Stadien ist also der, dass die direkte Verbindung zwischen dem ventralen Anfangsstück und den dorsalen Endästen aufgehört hat und nur noch Capillaren die frühere Zusammengehörigheit andeuten. Die erwähnte Anastomose zwischen dem ersten und zweiten ursprünglichen Bogengefässe ist für die Erklärung der späteren Stadien wichtig.

Nach der Abgabe des Stammes für die beiden ersten Visceralbogen theilt sich der Truncus sogleich in zwei Hauptstämme, die beiderseits symmetrisch verlaufen (Fig. 5 u. 6) und vier Aeste abgeben; die ersten drei derselben sind die zuführenden Arterien für den ersten bis dritten Kiemenbogen (Fig. 5 u. 6 *aff. br. I—III)*, sie lösen sich allmählich in die Kiemencapillaren auf und endigen unterhalb des dorsalen Endes der Kiemenbogen. Der vierte Ast geht in S-förmiger Krümmung durch den wulstförmigen vierten Kiemenbogen, löst sich aber nicht auf, da dieser Bogen noch keine Kiemenblättchen besitzt, sondern geht unverändert hindurch. Die erste Andeutung einer Trennung in zu- und ausführende Arterie zeigt sich in einem kleinen blinden Gefässzweige, der vom dorsalen Drittel dieses Bogengefässes ventralwärts läuft. Die drei ersten ausführenden Kiemenarterien (Fig. 5 u. 6 *eff. br. I—III)* setzen sich aus den Kiemencapillaren zusammen und ergiessen sich in die Aorta (Fig. 5 u. 6 *Ao.*), welche nur noch vor dem zweiten Kiemenbogen gespalten ist. In die dritte ausführende Kiemenarterie mündet das unverzweigte Gefäss des vierten Bogens.

d) Aorta und Carotis: Die Aorta zeigt gegen das I. Stadium nur den Unterschied, dass die Vereinigung der beiden

ursprünglichen Aortenwurzeln schon vor dem zweiten Kiemenbogen erfolgt. Die Carotis communicirt mit dem entsprechenden Gefäss der anderen Seite nicht und giebt ebenfalls kurze Aeste an die Organe des Kopfes ab (Fig. 5 u. 6 *o. n. ce.*).

III. Stadium.

Oberflächenbild: Das III. Stadium zeigt in der Entwicklung seiner äusseren Gestalt den Uebergang vom II. zum IV. und hat keine Besonderheiten, welche eine ausführliche Beschreibung nöthig machten. Dagegen findet sich bei den einzelnen Organen mancherlei Veränderung, so dass die Serie von einiger Wichtigkeit ist.

Ergebniss der Serie. 1. Anlage des Spritzlochganges: Der die Anlage des Spritzlochganges bildende Zellstrang zeigt sich gegen das vorige Stadium verändert. Er ist bedeutend länger geworden, erreicht aber mit seinem lateralen Ende nicht mehr die Epidermis, sondern ist am Ende etwas dorsalwärts emporgebogen[1]). Das pharyngeale Ende hat sich erweitert, so dass jetzt eine Tasche besteht, die etwa ein Viertel der ganzen Anlage einnimmt. Ein wichtiger Unterschied tritt in diesem Stadium hinsichtlich der Auskleidung der Tasche bzw. der Zelllagen in dem Strange auf. Die laterale, vordere und hintere Wandung ist mit ebendemselben Epithel versehen, wie es die Rachenhöhle besitzt, die mediale Seite des Stranges zeigt dagegen eine Lage hoher cylindrischer Zellen, welche sich viel dunkler färben, als die anderen und deswegen deutlich hervortreten (Fig. 7).

Der Nerv, dessen Beziehung zu der Anlage des Spritzlochkanales erwähnt wurde, ist auch in diesem Stadium gut zu verfolgen. Fig. 7 zeigt auf der rechten Seite den Nerven (*R. o.*) in der Mitte der Gehörkapsel, durch welche er in einem engen Kanal zur lateralen Seite hindurchtritt; auf der linken Seite ist eine etwas weiter vorn gelegene Stelle getroffen; der Nerv hat bereits die Gehörkapsel verlassen und sein Querschnitt liegt ein wenig dorsalwärts von dem Zellstrange. Er lässt sich auf den folgenden Schnitten erkennen und tritt ganz nahe an die Zellen

1) Ist auf Figur 7 nicht zu sehen, da es in einem der folgenden Schnitte getroffen ist.

der Anlage heran. Vor dem Zellstrange ist keine Spur mehr von dem Nerven zu sehen.

Auf Kiemenbogen, Herz u. s. w. gehe ich nicht näher ein, da nur die Veränderung vorliegt, dass der vierte Kiemenbogen frei ist und schon einige Kiemenblättchen besitzt.

Bogengefässe: Viel wichtiger haben sich die Verhältnisse an den beiden ersten Visceralbogen gestaltet. Der dorsale Theil des ersten Bogengefässes hat sich wenig verändert. Die Anastomose zum zweiten Bogengefäss hat sich stärker entwickelt und bildet jetzt die eigentliche Fortsetzung des zum zweiten Bogen ziehenden dorsalen Randgefässes des Kiemendeckels; das ursprüngliche zweite Bogengefäss ist ganz schwach geworden. Einen äusserst wichtigen Zufluss erhält jetzt das erste Bogengefäss durch ein sehr schwaches Gefäss, welches aus der ventralen Verlängerung der ersten ausführenden Kiemenarterie entsteht, aber so dünn ist, dass man es nur mit Mühe bis zu seiner Einmündung in das erste Bogengefäss verfolgen kann.

IV. Stadium.

Oberflächenbild: Als IV. Stadium wurde eine Larve von 16 mm Länge benutzt, deren äussere Gestalt sehr charakteristisch ist, so dass sie sich gut von jüngeren und älteren unterscheiden lässt. Das Dotterorgan ist stark eingezogen, so dass seine Grenzen auf dem Oberflächenbild nicht deutlich hervortreten. Der Kopf ist nach vorn gestreckt und trägt noch am vorderen Ende die Saugscheibe, deren Näpfe aber von aussen nicht mehr sichtbar sind. Hinter ihr, in ziemlicher Entfernung vom Auge liegt die längliche Nasenöffnung. Die Grenzen des Auges sind bei der conservirten Larve nicht scharf, während Pupille und Iris sich gut abheben. Die Mundöffnung ist bedeutend weiter als früher und wird ventral durch den Unterkiefer abgeschlossen, dessen Spitze schon das ventrale Ende der Saugscheibe erreicht. Der Kiemendeckel ist hinten abgerundet, wird aber durch einen freien Saum verlängert, der z. T. noch den Ansatz der vorderen Extremität verdeckt. Ventral finden sich ebenso jederseits breite Hautfalten, welche den Kiemenraum unten abschliessen. Die vordere Extremität ist fast kreisförmig, zeigt am freien Rand einen dünnen Saum und ist in der ganzen Fläche nach lateral convex gekrümmt. Vor dem Dotterorgan,

welches äusserlich nur noch durch dunklere Pigmentirung zu erkennen ist, liegt das Herz in fast derselben Richtung wie die Längsachse. Die Seitenlinie, sowie die Myomeren sind durch Pigment markirt; der embryonale Flossensaum umgiebt noch die Hälfte des Körpers, ist aber nicht mehr gleichmässig breit, sondern an den Stellen der bleibenden unpaaren Flossen verbreitert, an den dazwischenliegenden schmaler; an der Analöffnung ist der Saum jetzt nicht mehr vorhanden. Die Flossenstrahlen kann man an der strichförmigen Pigmentirung und den Verstärkungen des Bindegewebes im Saum erkennen. Die Anlage der hinteren Extremität ist noch sehr klein und sitzt am hinteren Ende des Dotterorgans als flacher dreieckiger Wulst.

Ergebniss der Serie. 1. Anlage des Spritzlochkanales: Die vom Pharynx ausgehende Tasche beträgt jetzt etwa $^1/_3$ der Stärke der Rachenwand und ist ventral begrenzt durch einen Wulst, in welchem das dorsale Stück des ersten Bogengefässes verläuft. Lateral stösst an die Tasche der übrige Theil der Anlage, der noch strangförmig ist; besonders deutlich tritt jetzt das hohe cylindrische Epithel hervor, welches ebenso, wie im vorigen Stadium mit dem durch die Gehörkapsel kommenden Nerven Verbindung hat (Fig. 8).

2. Kiemenbogen: Die Kiemenbogen sind sämmtlich ausgebildet und auch alle vier von der Rachenwand losgetrennt; sie haben eine schwach S-förmige Krümmung und besitzen zwei Reihen von Kiemenblättchen, ohne secundäre Fortsätze. Von Kiemen oder Kiemenanlagen am Kiemendeckel ist ausser dem beschriebenen Wulst ventral von der Spritzlochtasche nichts zu bemerken; die dort liegenden Gefässe verhalten sich auch gar nicht wie Kiemengefässe, sondern wie Ernährungsgefässe.

3. Herz und Gefässe. a) Herz: Das Herz hat annähernd die Lage wie beim erwachsenen Thier; es wird nur noch wenig vom Dotterorgan ventralwärts gedrängt. Man erkennt auf Querschnitten deutlich den Klappenapparat zwischen Atrium und Ventrikel; auch im Bulbus sind bereits einige Anlagen von Klappen vorhanden. Der Bulbus ist starkwandig, hat eine dicke Ringmuskulatur und biegt mit seinem hinteren Theile nach der Seite aus, so dass sein Lumen auf dem Medianschnitt (Fig. 9 *Bu*) nicht ganz getroffen wird. Die Atrien bedecken von

dorsal her den Bulbus und die vordere Hälfte des Herzens und legen sich seitlich dem Dotterorgan an.

b) Truncus: Der Truncus arteriosus zeigt sich gegen Stadium I—III stark verändert, was durch die Veränderung der Gestalt des Dotterorgans erklärlich wird. Er bildet zunächst nach dem Austritt aus dem Bulbus eine starke Erweiterung, von welcher nach hinten der gemeinsame Stamm für den dritten und vierten wahren Kiemenbogen abgeht; nach lateral zweigt sich das zweite zuführende Kiemengefäss ab (Fig. 10 *Tr.*), während der übrige Theil des Truncus nach vorn verläuft und sich nach kurzer Zeit in drei Aeste spaltet: Die beiden caudalwärts gelegenen sind die zuführenden Arterien des ersten Kiemenbogens, das dritte zieht noch etwas nach vorn und ventralwärts und theilt sich noch vor der Querebene, in welcher der hintere Augenrand liegt, in zwei Theile, welche symmetrisch auf die laterale Wand übergehen und sich dann jederseits in dem unteren Theile des Kiemendeckels verzweigen (Fig. 9 u. 10 *h. v.*)

c) Bogengefässe: Die zuführenden Kiemengefässe gehen in der oben beschriebenen Weise vom Truncus ab und ziehen unterhalb des Knorpels der Kiemenbogen lateral- und dorsalwärts, wobei sie sich allmählich in die Kiemencapillaren auflösen; sie überragen den Ansatz der Kiemenbogen an der dorsalen Rachenwand um ein ansehnliches Stück. Das Blut aus den Capillaren wird in dem ventralen Theile der Bogen von zwei Gefässen aufgenommen, welche unmittelbar unter dem Knorpel verlaufen und sich im dorsalen Drittel zu einem Stamm vereinigen, der in doppelt S-förmiger Krümmung medialwärts umbiegend in die Aorta (*Ao.*) sich ergiesst. Das vierte ausführende Kiemengefäss vereinigt sich mit dem dritten (Fig. 9 u. 10), so dass nur drei zu- und drei ausführende Stämme vorhanden sind.

Das zuführende Gefäss der beiden ersten ursprünglichen Bogen besteht, wie schon gesagt, als ventrales Randgefäss, in dem auch noch ein Theil des zweiten Bogengefässes steckt, weiter. Das dorsale Stück des ersten Bogengefässes ist unverändert vorhanden, erhält einen Zufluss von der ventralen Verlängerung der A. efferens branch. I. und steht ausserdem mit dem ventralen Randgefäss in Verbindung durch ein reiches Capillarnetz. Der dorsale Theil des zweiten Visceralbogengefässes, der noch beim III. Stadium schwach vorhanden war, ist jetzt voll-

ständig verloren gegangen, so dass das dorsale Randgefäss des Kiemendeckels in seinem Hauptstamme nur mit dem ersten Bogengefässe in Verbindung (Fig. 9 u. 10 *h. d.*) ist, während es ausserdem mit dem ventralen Randgefässe durch zahlreiche Capillaren communicirt.

d) Aorta und Carotis: Die Aorta ist, wie gesagt, in diesem Stadium unpaar; sie setzt sich aus den drei Stämmen der Kiemenarterien zusammen und läuft ventral von der Chorda rückwärts. Die Carotis entspringt aus der A. effer. branch. I., verläuft in ziemlich gerader Richtung nasalwärts und hat keine Anastomose mit dem entsprechenden Gefässe der anderen Seite. Sie theilt sich hinter dem Auge in zwei Aeste, von denen der eine sich dorsalwärts wendet und in kurzem Bogen nach vorn verläuft und die A. infraorbitalis darstellt, der zweite Ast vereinigt sich mit dem ursprünglichen ersten Bogengefässe zu einem starken, nach vorn ziehenden Stamme, welcher das Auge versorgt.

V. Stadium.

Oberflächenbild: Schon beim IV. Stadium war der Dottersack klein und von aussen kaum sichtbar; es wurde nun als nächstes Stadium ein solches gewählt, bei dem der Dottersack vollkommen verschwunden ist, die eigentliche embryonale Entwicklung also ihr Ende erreicht hat. Auf dieser Entwicklungsstufe ist die äussere Gestalt der des erwachsenen Thieres bis auf wenige Punkte gleich. Der Kopf allein misst jetzt etwa $^1/_3$ der ganzen Körperlänge, welche 26 mm beträgt. Einen grossen Theil des Kopfes wieder ($^2/_5$) nehmen die schnabelartig verlängerten Kiefer ein, welche mit einer grossen Zahl kegelförmiger Zähne versehen sind. Das Vorderende trägt eine längliche Verdickung, welche in ihrem unteren Theile die ehemalige Saugscheibe darstellt und in ihrem obern Theile das Geruchsorgan trägt. Oberhalb des Oberkieferrandes erkennt man eine seichte Rinne und in derselben die Stellen der Hautsinnesorgane in Gestalt isolirt stehender Oeffnungen, die entweder paarig und dann rund, oder unpaar und langgezogen sind. Das Auge hat eine längliche Form, sein senkrechter Durchmesser ist kleiner als der horizontale und sein innerer Bau ist von dem beim erwachsenen Fisch kaum verschieden.

Der Kiemendeckel ist gross und breit, trägt hinten und ventral einen freien Saum und seine hintere Begrenzung bildet etwa einen Kreisbogen; ventral vereinigt sich der freie Saum beider Seiten und verschliesst die Rachenhöhle. Der übrige Körper ist schlank gebaut und wird allmählich nach dem Schwanze zu schmaler. Die Flossen sind bereits alle ausgebildet, der embryonale Flossensaum ist überall verschwunden mit Ausnahme der Strecke zwischen hinterer Extremität und Analöffnung und ausserdem um das freie Körperende herum zwischen Rücken- und Schwanzflosse. Das Schwanzende zeigt in diesem Stadium schon sehr deutlich die Heterocercie; hinter der Analöffnung spitzt sich das Schwanzende etwas zu und wird am Ansatz der Schwanzflosse plötzlich sehr schmal, so dass hinter derselben ein 3 mm langes, sehr schmales Endstück liegt, in welchem die Chorda und das Ende des Rückenmarkes enthalten ist. Die Seitenlinie nimmt ihren Anfang am oberen Ansatze des Kiemendeckels und verläuft in fast gerader Richtung, durch Pigmentirung bezeichnet, caudalwärts; sie erreicht die Schwanzspitze nicht, sondern endigt am dorsalen Ende des Ansatzes der Schwanzflosse. Die Flossen haben bereits starke Flossenstrahlen und sind gut von einander zu unterscheiden. Die vordere Extremität hat schon annähernd ihre volle Grösse im Verhältniss zur Länge des Thieres und besitzt in der dünnen distalen Hälfte Flossenstrahlen, während die hintere Extremität noch weiter in der Entwicklung zurückgeblieben ist und noch keine Strahlen, sondern nur einen feinen durchsichtigen Saum zeigt.

Im durchfallenden Lichte erkennt man bis zum Vorderrand des schmalen Schwanzstückes 66 Muskelsegmente, während dahinter noch undeutliche, nicht abgrenzbare, längsverlaufende Muskelfasern sichtbar sind.

Ergebniss der Serie. 1. Anlage des Spritzlochkanales: Der in Fig. 9 dargestellte Querschnitt ist so getroffen, dass auf der rechten Seite gerade das Ende der ganzen Anlage in einer Ausbuchtung der Gehörkapsel zu sehen ist, während auf der linken Seite die Mitte der pharyngealen Oeffnung erscheint; auf dieser Seite bemerkt man auch im Knorpel der Gehörkapsel den zur Spritzlochtasche hinziehenden Nerven. Zur Orientierung in Bezug auf die Topographie der pharyngealen Oeffnung der Tasche dient die plastische Reconstruktion der

Kiemengegend bei dem vorliegenden Stadium, welche Fig. 14 darstellt. Es ist reconstruirt: Der ganze ventrale Theil des Kopfes unterhalb der Gehirnbasis vom hinteren Rand des Auges bis zum Ende des Kiemendeckels; die Begrenzung in medialer Richtung geht bis an die Medianebene selbst. Das Modell ist beim Zeichnen mit dem dorsalen Theil etwas hintenüber geneigt, damit die Oeffnung der Spritzlochtasche (*Sp.'*) in ihrer Grösse und Form deutlicher wird, da sie in der natürlichen Stellung von der Decke der Rachenhöhle zum grossen Theil verdeckt wird. Unmittelbar unter der Gehirnbasis liegt die vorn zugespitzte Chorda; das vordere Ende des ersten Kiemenbogens ist sichtbar, vom zweiten erscheint nur ein ganz kleines Stück. Im Durchschnitt ist ausserdem getroffen das Herz mit dem Atrium, das dorsal vom Ventrikel liegende Ende der Leber (*He.*), der Bulbus mit den Klappenreihen (*Bu.*) und der Truncus, von dem die verschiedenen zuführenden Kiemenarterien ausgehen. Die pharyngeale Oeffnung der Spritzlochtasche liegt etwa in der Querebene des Vorderendes der Chorda und hat ungefähr die Gestalt eines Kreises und einen Durchmesser von 0,2 mm.

Der Spritzlochgang wird lateral schmaler, so dass auf Fig. 11 *Sp''* der hintere Theil des Ganges nur als kleine Oeffnung eben sichtbar ist. Ventral von der Tasche liegt ein starker etwa halbkreisförmiger Wulst, in dessen freiem Rande das ursprüngliche erste Bogengefäss zieht. Das Lumen desselben ist nach hinten zu bis zu seiner Umbiegung nach der Seite eröffnet (*d. I.*).

Der weitere Verlauf des Spritzlochganges muss auf der Serie verfolgt werden, da es nicht möglich wäre, ihn auf einem Schnitte ganz zu treffen. Die weite pharyngeale Tasche geht nur etwa bis zur Mitte der Rachenwandung und hat die Gestalt eines Trichters, dessen enges Ende lateral liegt. An diese Tasche schliesst sich unmittelbar als Fortsetzung ein viel engerer Gang an, der in seinem ganzen Verlaufe dieselbe Weite hat und sich in einer bogenförmigen Krümmung durch den Knorpel der Gehörkapsel bohrend, lateral-, dorsal- und rückwärts zieht, um in einer Aushöhlung des erwähnten Knorpels blind zu endigen; das Ende erreicht die Haut nicht, sondern ist durch Bindegewebe von ihr getrennt. Eine flache Einsenkung der Haut ist zwar sichtbar, wird aber wohl nur durch die Aushöhlung des Knorpels bedingt,

da die Epidermis keine Veränderung der Zellform u. s. w. erleidet.

Der Nerv, dessen Abgang vom Gehirn resp. Ganglion in Fig. 11 *R. o.* auf der linken Seite sichtbar ist, durchsetzt den Knorpel in einem engen Kanal und tritt zu der medialen Wand des engen Ganges, dessen Zellen an dieser Stelle hoch und cylindrisch sind, während die übrigen Wände das Epithel der Rachenhöhle zeigen.

2. Kiemenbogen: An den Kiemenbogen ist gegen das vorige Stadium nicht viel Neues zu bemerken; sie sind gestreckter, vorn der Schädelbasis näher, als früher und zeigen lange primäre Kiemenblättchen mit vereinzelten secundären Fortsätzen; die Kiemengefässe verhalten sich ebenso, wie bei erwachsenen Thieren. Merkwürdiger Weise ist selbst in diesem späten Stadium weder von einer Hyoidkieme, noch von einer Pseudobranchie das Geringste zu sehen; das Gefäss, welches der zuführenden Arterie der Hyoidkieme bei erwachsenen Thieren entspricht, zieht unter dem Epithel der Rachenhöhle und des Kiemendeckels fort, ohne dass man am Epithel oder an dem Gefäss irgend eine Andeutung fände, welche auf die Bildung einer Kieme schliessen liesse (Fig. 11 *h. r.*).

Die Anlage der Spritzlochkieme dagegen ist auf diesem Stadium bereits sichtbar; der ventral von der Spritzlochtasche liegende Wulst wird, wie das spätere Stadium lehrt, in seinem hinteren Theile zur Anlage der Kieme.

3. Herz und Gefässe. a) Herz: Das Herz ist gegen das vorige Stadium gestreckter und dem des erwachsenen Fisches ausserordentlich ähnlich. Der Ventrikel hat schon die eigenthümliche, einer dreiseitigen Pyramide entsprechende Gestalt, und seine Wände zeigen die später noch viel deutlicheren Trabekel. Die Atrien bedecken zu zwei Dritteln den Bulbus, der schon 4 Reihen Klappen besitzt.

b) Truncus: Der Truncus zeigt keinerlei auffallende Veränderung, nur ist er der Veränderung der Lage der Kiemenbogen entsprechend länger, und die zuführenden Kiemengefässe gehen im spitzen Winkel von ihm lateral- und rückwärts ab (Fig. 12 u. 13 *Tr.*)

c) Bogengefässe: Ueber die Gefässe der wahren Kiemen ist das Wichtigste bereits gesagt; sie verhalten sich im Wesent-

lichen nicht anders als im vorigen Stadium. Das Gefässstück, welches den gemeinsamen Stamm für die beiden ersten ursprünglichen Bogengefässe darstellt, ist etwas weiter nach vorn ausgewachsen, worunter zu verstehen ist, dass sich die beiden Schenkel der Schleife, welche dieses Gefäss bildet, verlängert haben; zugleich ist es verhältnissmässig dünner als im vorigen Stadium. Es verläuft noch im unteren Rande des Kiemendeckels und versorgt den ventralen Theil desselben (Fig. 12 u. 13 *h. v.*).

Der ursprüngliche dorsale Schenkel des ersten ausführenden Bogengefässes hat sich entsprechend dem Wachsthum der Spritzlochtasche etwas verlängert. Während noch im vorigen Stadium (Fig. 10 *d. I.*) das Gefäss in ziemlich gerader Richtung zwischen der Einmündung der ventralen Verlängerung des ersten ausführenden Kiemengefässes und der Carotis median- und vorwärts zog, zeigt sich jetzt, dass diese Strecke eine starke Knickung (Fig. 13 *d. I.*) nach hinten erfahren hat; das Gefäss hat also seine Lage zu der Spritzlochtasche geändert, indem dieser Bogen ventral und mit dem Scheitel hinter die Spritzlochtasche zu liegen kommt. Es kann nach den vorliegenden Zeichnungen nicht zweifelhaft sein, dass man es immer noch mit dem ehemaligen ausführenden Gefäss des ersten Bogens zu thun hat. An der Stelle, wo dieses Gefäss am meisten lateral liegt, mündet die ventrale Verlängerung des ersten Kiemengefässes ein, nachdem sie vorher an der vorderen Umbiegungsstelle verschiedene Zweige z. B. für den Unterkiefer nach vorn u. s. w. abgegeben hat. In der Verlängerung des ursprünglichen ersten Bogengefässes nach hinten liegt das dorsale Randgefäss, welches mit dem ventralen Randgefäss zahlreiche Anastomosen hat. Von dem dorsalen Stück des zweiten Bogengefässes ist nichts mehr zu sehen; in die Carotis münden in diesem Stadium ausser dem erwähnten vor der Spritzlochtasche gelegenen keine bedeutenderen Aeste von lateral ein.

d) Aorta und Carotis: Die Aorta zeigt genau dieselben Verhältnisse, wie im vorigen Stadium; die beiden Aa. effer. branch. I vereinigen sich zu einem Gefäss, in welches die beiden vereinigten Aa. effer. branch. II und später die Aa. effer. branch. III und IV von der ventralen Seite einmünden (Fig. 12 und 13 *Ao.*).

In dem Verhalten der Carotis zeigen sich gegen Stadium IV keine Veränderungen.

VI. Stadium.

Oberflächenbild: Das älteste Stadium, welches mir für diese Untersuchungen zur Verfügung stand, hat bereits vollständig das Aussehen des erwachsenen Fisches. Es hat eine Länge von 113 mm. Der Kopf ist vom Vorderende bis zum hinteren Rande des Kiemendeckels 33,3 mm lang, wovon allein auf die Kiefer 17,7, also über die Hälfte kommen. Der Kopf ist schlank gebaut und spitzt sich nach vorn ziemlich gleichmässig zu; die Kiefer haben ihre endgültige Gestalt erreicht und sind mit mehreren Reihen kegelförmiger Zähne besetzt, in deren Achse ein Stab differenter Substanz gelegen ist, der an der Spitze des Kegels in Form einer feinen Nadel frei hervorragt. Am Vorderende befindet sich noch die im vorigen Stadium erwähnte Verdickung, jedoch ohne eine Spur der Saugscheibe; diese Verdickung verliert sich nie, sondern ist beim erwachsenen Thier noch in derselben Weise sichtbar und trägt in ihrem hinteren Abschnitte das Geruchsorgan mit zwei Ausführungsöffnungen. Oberhalb der Zahnreihe am Oberkiefer, ebenso um das Auge herum und am Kiemendeckel liegen zahlreiche Oeffnungen von Schleimkanälen, welche bald rund, bald länglich sind. Das Auge ist ziemlich gross, seine einzelnen Theile sind aber nicht zu erkennen, da durch die Conservirung die Hornhaut undurchsichtig geworden ist. Der Kiemendeckel hat dieselbe Gestalt und auch verhältnissmässig dieselbe Grösse wie beim erwachsenen Fisch, doch ist der freie Saum etwas breiter. Der übrige Körper ist schlank und zeigt sehr deutlich die einzelnen Muskelabschnitte, lässt aber noch keine Schuppen erkennen. Alle Flossen sind mit Strahlen versehen und vollkommen von einander getrennt, der embryonale Flossensaum ist verschwunden ausser an dem letzten schmalen Stück des Körperendes, wo er sich noch bei Thieren von über 15 cm Länge erhält.

Ergebniss der Serie. 1. Anlage des Spritzlochganges: Die pharyngeale Oeffnung des Spritzlochganges ist etwa kreisförmig und misst 0,1 mm. Diese Oeffnung entspricht aber nicht dem durchschnittlichen Lumen des Ganges, sondern ist bedeutend kleiner, da sich an der pharyngealen Oeffnung eine deutliche Verengerung findet. Lateral von dieser engen Stelle erweitert sich der Gang etwas, sein Querschnitt ist von oben nach

unten zusammengedrückt. Er zieht sich nun mit constantem Lumen von vorn und medial lateral- und rückwärts, nur wenig dorsal ansteigend unterhalb der Kapsel des Gehörorgans. Kurz vor seinem blinden Ende zweigt sich dorsalwärts ein etwas schmalerer Gang ab, welcher die Gehörkapsel durchbohrt und dicht unterhalb der äusseren Haut in unmittelbarer Nähe eines Hautsinnesorganes endigt. Das blinde Ende des unter der Gehörkapsel liegenden Ganges bleibt ein bedeutendes Stück von der äusseren Haut entfernt.

Die beiden Gänge unterscheiden sich von einander durch die Form ihres Epithels; während der ventrale Theil der ganzen Anlage d. h. das gemeinsame Anfangsstück und die ventrale Fortsetzung dasselbe Epithel besitzt wie die Rachenhöhle, findet sich an der ganzen medialen Wand des dorsal abgehenden Ganges ein hohes cylindrisches Epithel, theils in grossen Stücken, theils in ganz kleinen hügelförmigen Abtheilungen, die durch Spalten von einander getrennt sind; die laterale Wand wird von demselben Epithel bedeckt, wie es der übrige Theil der Anlage zeigt.

Der Nerv, welcher zu dem dorsalen Abschnitt des Ganges geht, tritt in derselben Querebene, in welcher auch die Mitte der pharyngealen Oeffnung liegt, aus dem Ganglion heraus und zieht in einem Kanal durch die Gehörkapsel lateral- und rückwärts zu der vorderen Seite des dorsalen Ganges, um von dort aus das hohe Epithel mit Nervenfasern zu versorgen. Ein kleiner Zweig dieses Nerven versorgt das erwähnte Hautsinnesorgan.

2. Kiemenbogen: Schon beim V. Stadium war der Bau der Kiemenbogen dem bei ausgewachsenen Fischen sehr ähnlich, bei diesem letzten sind auch bereits die secundären Kiemenblättchen vollkommen ausgebildet, so dass die vier wahren Kiemenbogen sammt ihren Kiemen in ihrem Bau und ihrer Versorgung genau dieselben Verhältnisse zeigen, wie bei den erwachsenen Thieren.

Deckelkiemen. a) Hyoidkieme: In diesem Stadium finden sich nun auch die beiden Deckelkiemen, die Hyoidkieme und die Pseudobranchie Johannes Müller's ausgebildet. Das vordere, ventrale und im Sinne des Blutstromes proximale Ende der Hyoidkieme liegt etwa in der Mitte der seitlichen Rachenwand und in derselben Querebene, in welcher die

zweite zuführende Kiemenarterie vorn umbiegt, um auf den Kiemenbogen überzugehen. Von dort zieht sich die Kieme, deren vordere Blättchen ventral gerichtet sind, in einem flachen Bogen nach hinten und nur sehr wenig dorsalwärts und biegt dann in ihrem hinteren Abschnitte stark nach dorsal, um etwa in der Höhe der Schädelbasis zu endigen. Der Abstand zwischen Anfang und Ende der Kiemen beträgt in der Projektion auf die Horizontalebene gemessen 1,7 mm. Die Kiemenblättchen gehen von der Convexität des bogenförmigen Ansatzes aus, also ventral- und rückwärts, und haben bis an die Spitze heran secundäre Blättchen.

b) Pseudobranchie: Die Pseudobranchie sitzt weiter dorsal und hält sich in ihrer ganzen Länge ziemlich auf derselben Höhe wie die Schädelbasis. Sie beginnt weiter hinten als die Hyoidkieme und reicht nicht so weit nach hinten wie jene. Ihr Anfang liegt hinter der pharyngealen Oeffnung des Spritzlochganges und etwa in derselben Querebene wie der Anfang des dritten Kiemenbogens. Ihr Hinterende ist von dem dorsalen Ende der Hyoidkieme durch einen Zwischenraum getrennt; die Enden der beiden Kiemen berühren sich also nicht, wie bei den erwachsenen Thieren, sondern auf Schnitten, welche das Hinterende des Ansatzes der Hyoidkieme treffen, ist nichts mehr von der Pseudobranchie zu sehen. Die Blättchen der Pseudobranchie sind dorsal- und rückwärts gerichtet und haben ebenfalls wie die der Hyoidkieme secundäre Blättchen, welche von Kiemencapillaren durchzogen werden. Beide Kiemen liegen noch innerhalb der geschlossenen Rachenhöhle und erreichen den freien Theil des Kiemendeckels nicht.

3. Herz und Gefässe: In Bezug auf Herz, Truncus und Gefässe der vier wahren Kiemen ist keinerlei Unterschied im Bau gegen das Verhalten bei erwachsenen Thieren vorhanden, so dass ich ihre Beschreibung übergehen kann.

Dagegen hat sich der Verlauf der beiden ersten Bogengefässe so verändert, dass eine genauere Besprechung nöthig ist. Eine Reconstructionszeichnung ist von diesem Stadium nicht angefertigt, weil die Verhältnisse denen beim erwachsenen Fisch so ähnlich sind, dass ich die Zeichnung aus der Arbeit von Joh. Müller (Cit. 2) entlehnen kann.

Der ursprüngliche gemeinsame Stamm der beiden ersten

Bogengefässe (Stad. V. Fig. 12 *h. c.*) ist noch vorhanden und verläuft noch in derselben Weise, wie früher vom Truncus zur lateralen Rachenwand. Seine Fortsetzung, das frühere ventrale Randgefäss[1]), ist jetzt zum zuführenden Gefäss der Hyoidkieme geworden, A. afferens hyoidea (Fig. 15 *aff. h.*) Das Blut aus den Capillaren derselben nehmen verschiedene kleine Gefässe auf, die dorsal von der Kieme sich zu einem Stämmchen vereinigen, welches sich allmählich von der Kieme nach vorn entfernt. Weit vor dem Anfang derselben vereinigt es sich mit dem Gefässe, welches aus der ventralen Verlängerung der A. effer. branch. I. entsteht (Fig. 15 *br. o.*) und in der seitlichen Rachenwand dorsal- und rückwärts zieht. Das aus ihnen resultirende Gefäss (Fig. 15 *aff. sp.*) zieht zuerst ausserhalb der Knorpel der seitlichen Rachenwand nach vorn und geht dann in einem Bogen um den Knorpel herum an die innere Seite der lateralen Rachenwand nach hinten. Dieser letzte Abschnitt des Gefässes dient als zuführendes Gefäss für die Pseudobranchie, deren Lage bereits S. 484 beschrieben ist. Das Blut aus den Capillaren dieser Kieme wird von einem Gefässe, welches parallel dem zuführenden zieht, aufgenommen; letzteres ist umgekehrt, nach vorn gerichtet und durchläuft den Wulst, welcher ebenso wie im vorigen Stadium die pharyngeale Oeffnung des Spritzlochkanales ventral begrenzt; sodann wendet es sich allmählich medianwärts und vereinigt sich mit der Carotis. Die Versorgung des Kiemendeckels geschieht nicht mehr durch die Randgefässe, sondern auf dieselbe Weise, wie beim erwachsenen Thier.

Zusammenfassung.

1. Spritzlochtasche und -gang: Aus den Untersuchungen geht hervor, dass bei Lepidosteus in keinem Entwicklungsstadium ein Spritzloch, d. h. eine äussere Oeffnung der Hyomandibularspalte vorkommt, wie das bei den in der Literatur (Cit. 3 und 5) beschriebenen Stadien bereits bekannt war. Es bildet sich nur der pharyngeale Theil der Spalte zu einem schräg lateral-, dorsal- und rückwärts verlaufenden Gange aus. Auffallend ist besonders das späte Auftreten desselben, da er seine grösste

1) Dieses „ventrale Randgefäss" enthält, wie aus den früheren Stadien hervorgeht, das Anfangsstück des zweiten Bogengefässes.

Ausbildung zu einer Zeit erreicht, wo die embryonale Entwicklung vollkommen zu Ende ist, während man erwarten sollte, dass er sich gleichzeitig mit den übrigen Spalten entwickelt.

Zur Zeit des Ausschlüpfens besitzt die Larve bereits zwei Kiemenbogen, die aber noch nicht von einander getrennt sind; durchgängig ist nur die erste Kiemenspalte zwischen Hyoid- und erstem Kiemenbogen; weder an der äusseren noch an der inneren Rachenwand ist vor der ersten Kiemenspalte irgend eine Andeutung von einer Spaltenbildung zu sehen. Erst auf Querschnitten (Fig. 1) erkennt man die Anlage als einen soliden Zellstrang, der bis an die unveränderte Epidermis reicht.

Während sich nun in den nächsten Stadien, entsprechend dem Verbrauch des Dotters, die wahren Kiemen schnell und vollkommen ausbilden, macht die Entwicklung des Spritzlochganges nur geringe Fortschritte. Sehr langsam stülpt sich vom Rachen her das Epithel ein, während der pharyngeale Theil des Zellstranges sich trichterförmig erweitert. Zugleich ändert sich die Richtung des Stranges, er erreicht schon vom 3. Stadium an nicht mehr die Epidermis, sondern ist durch Bindegewebe von ihm getrennt, verlängert sich aber dorsalwärts, so dass er einen Bogen um den Boden der Gehörkapsel herum beschreibt. Mit dieser Veränderung der Richtung tritt auch eine differente Weiterentwicklung der Zellen auf. Während der laterale, ventrale Theil des Stranges ebenso wie die Wände der trichterförmigen Oeffnung dasselbe Epithel wie die Rachenhöhle zeigt, entwickelt sich aus dem medial liegenden Theil des Zellstranges eine Schicht eines hohen cylindrischen Epithels. Sehr allmählich geht nun die Weitereröffnung der Anlage vom Pharynx her vor sich, so dass erst der ventrale Theil sich öffnet und dann der dorsalwärts ausgewachsene Strang. Die Gehörkapsel, welche in den vier ersten Stadien medial vom Strange liegt, sich ihm aber immer mehr nähert, wächst langsam um ihn herum, so dass nachher der dorsale Theil des Spritzlochganges in einem Kanal der Gehörkapsel liegt; sein blindes Ende ragt dorsal aus dem Knorpel hervor. Ihre vollständige Ausbildung erreicht die Spritzlochanlage erst lange nach dem Ende der embryonalen Entwicklung; sie findet sich noch bei dem ältesten Stadium. Der ventrale Theil des Ganges ist noch etwas weiter lateralwärts ausgewachsen, so dass der dorsale engere Kanal nicht mehr am Ende, sondern

weiter medial einmündet. Der ganze ventrale Theil der Anlage ist mit demjenigen Epithel, welches auch die Rachenhöhle hat, ausgekleidet. An der dorsalen Abzweigung findet es sich dagegen nur an der lateralen Wand, während die mediale von dem erwähnten cylindrischen Epithel eingenommen wird. Weder der ventrale noch der dorsale Theil des Kanales erreicht die äussere Haut, beide sind durch Bindegewebe von ihr getrennt.

In welcher Weise sich die Rückbildung des Spritzlochganges, der sich bekanntlich beim erwachsenen Thier nicht vorfindet, vollzieht, war mir nicht möglich, zu entscheiden, da das älteste Stadium der jüngeren Thiere (Stad. VI) noch den Gang besitzt.

Der Nerv, dessen Beziehungen zu dem Cylinderepithel des Ganges bei älteren Stadien leicht nachzuweisen sind, R. oticus, nach Wright (*R. o.*), findet sich in allen früheren Stadien auch. Beim jüngsten Embryo scheint jedoch seine Verlaufsrichtung gerade entgegengesetzt der bei älteren; man findet dort einen Nerven, der von hinten her zu dem Zellstrange zieht und an dem lateralen Ende desselben an die Zellen herantritt (Fig. 1) und dort endigt; denn auf den weiter vorn gelegenen Schnitten ist nichts mehr davon zu sehen. Leider ist der Uebergang zwischen den beiden Verlaufsarten nicht zu constatiren, da das II. Stadium, auf welches es dabei ankäme, so wenig differente Zellen hat, dass man den Nerven nicht herausfindet. In dem nächsten Stadium zieht er bereits in derselben Richtung, wie die Spritzlochanlage und tritt an das dorsale Ende des Stranges.

Diese Richtung behält er bis zuletzt bei und man kann in dem letzten Stadium seine Fasern bis zu den cylindrischen Zellen der medialen Wand verfolgen. Ein kleiner Ast des Nerven geht, wie im letzten Stadium sichtbar ist, und wie auch Wright beschreibt, zu einem dicht dabei liegenden Hautsinnesorgan.

Balfour und Parker (Cit. 3) beschreiben den Spritzlochgang von einem Embryo von ungefähr 10 mm Länge, der fast genau meinem I. Stadium entspricht. Sie erwähnen richtig, dass in diesem Stadium mehr von einer doppelten Entodermlage, als von einer wirklichen Tasche zu sprechen sei (Cit. 3, Taf. 24, Fig. 43), und heben als bemerkenswerth hervor, dass der Gang selbst beim Embryo von Lepidosteus rudimentär sei. Die Bemerkung dieser Autoren, dass der Gang selbst keine weitere Entwicklung erfahre, ist nach dem, was ich mitgetheilt habe,

nicht zutreffend; noch weniger die Angabe, dass derselbe kurz nach dem Ausschlüpfen schwinde. Diese irrthümliche Erklärung lässt sich vielleicht auf die grosse Schwierigkeit zurückführen, in dem zunächst folgenden Stadium (Stad. II, S. 470) den Strang zu erkennen; auch ich war anfänglich in Gefahr, denselben ganz zu übersehen und konnte ihn erst bei erneuter Untersuchung, nachdem ich ihn bei jüngeren und älteren Stadien gesehen hatte, auf ganz dünnen Schnitten auffinden. Eine sehr wesentliche Erweiterung haben diese Angaben Balfour's und Parker's erfahren durch die interessante Entdeckung des dorsalen Divertikels und seines Neuro-Epithels von Wright, worauf an anderer Stelle (S. 496) Bezug genommen ist.

2. Kiemenbogen und Kiemen: Zu der Zeit, wo die Larve das Ei verlässt, sind noch keine zur Respiration tauglichen Kiemen vorhanden. Es sind überhaupt erst zwei Kiemenbogen angelegt, welche aber noch nicht einmal von einander getrennt sind, nur die erste Spalte geht durch die ganze Wand hindurch. Die Bogen haben noch keine Blättchen und die Gefässe gehen, ohne Capillaren zu bilden, hindurch (S. 468). In demselben Maasse aber, wie das Dotterorgan schwindet, entwickeln sich auch die Kiemen und schon im II. Stadium, bei einer Larve mit noch sehr grossem Dottersack (S. 471) finden sich drei wohlausgebildete Bogen mit primären Kiemenblättchen, und auch der vierte ist bereits angelegt; sehr bald (Stad. III, S. 474) wird auch der vierte Bogen durch das Auftreten der letzten Spalte abgesetzt und erhält Blättchen. Während der übrigen embryonalen Zeit verlängern sich die Bogen und erhalten demgemäss eine grössere Zahl primärer Blättchen, die secundären finden sich auch nach dem Verbrauch des Dotters erst schwach angedeutet (Stad. V, S. 480) als kleine rundliche Fortsätze an einigen primären Blättchen. Erst in der Zeit, wo die Thiere fast vollständig ausgebildet sind und ganz die Gestalt der erwachsenen zeigen, treten auch die secundären Blättchen auf.

Deckelkiemen: Die beiden Deckelkiemen erscheinen seltsamer Weise erst, wenn die gesammte embryonale Entwicklung beendet ist. Während man erwarten sollte, wenigstens die Anlage schon bei frühen Stadien zu treffen, ist, solange die Larven noch Dotter haben, keine Spur davon zu sehen. Nach Verbrauch des Dotters erkennt man zuerst die Anlage der Pseudo-

branchie als kleinen Wulst ventral von der Spritzlochtasche, welcher von dem späteren Kiemengefässe durchflossen wird. Er zeigt keine Veränderung des Epithels, sondern erscheint als einfache mit Bindegewebe gefüllte Auftreibung der Rachenwand. Bei demselben Thier sieht man aber von einer Anlage der Hyoidkieme noch nichts; die Rachenwand ist an der Stelle, an welcher später die Kieme sitzt, noch ganz glatt und das Gefäss besitzt auch keinerlei Besonderheiten, die es als Kiemengefäss erkennen liessen. In der folgenden Zeit entwickeln sich beide Kiemen allmählich und sind beim VI. Stadium fast vollständig vorhanden; sie besitzen primäre und secundäre Blättchen und ganz vollkommene Kiemencapillaren, machen also beide den Eindruck vollständig entwickelter Kiemen. Die Hyoidkieme ist bedeutend länger als die Pseudobranchie und reicht bis in die Nähe des Endes der letzteren.

2. Gefässe der Visceralbogen: Beim Ausschlüpfen der Larve sind, wie bereits erwähnt, erst vier von den sechs primitiven Bogengefässen vorhanden, welche zu je zwei mit einem gemeinsamen Stamm aus dem Truncus entspringen (Fig. 3). Die beiden caudalwärts gelegenen sind die Gefässe für den ersten und zweiten Kiemenbogen. Von den beiden vorderen zieht das eine vor, das andere hinter der Anlage des Spritzlochkanales vorüber. Alle vier ergiessen ihr Blut in einen längsverlaufenden Stamm, der sich mit dem entsprechenden der anderen Seite hinter den Kiemenbogen vereinigt und die Aortenwurzel darstellt. Das zweite Bogengefäss (Fig. 2 u. 3 *arc. II*) hat eine Verbindung mit dem ersten (Fig. 2 u. 3 *arc. I*) und giebt ein ventrales Randgefäss (Fig. 3 *h. v.*) ab, welches mehrere Schleifen im Kiemendeckel bildet, die offenbar zur Ernährung dienen.

Während sich nun allmählich (Stad. II u. III) die anderen beiden wahren Kiemengefässe in der typischen Weise ausbilden (Fig. 5 u. 6), machen die beiden ersten Bogengefässe sehr starke Veränderungen durch, so dass ihr eigentlicher Charakter als Bogengefässe verschwindet. Schon nach sehr kurzer Zeit (Stad. II, Fig. 5 u. 6) wird die Verbindung zwischen dem gemeinsamen zuführenden Stamm und den beiden dorsalen Aesten nicht mehr durch die starken ursprünglichen Bogengefässe bewirkt, sondern durch eine grössere Anzahl feinerer Aeste, ist also fast capillär geworden. Sehr deutlich sind noch vorhanden

der gemeinsame Stamm und die dorsalen in die Carotis einmündenden Stücke, welche die Anlage des Spritzlochganges zwischen sich fassen. Die beiden dorsalen Stücke sind ausserdem jetzt durch eine Anastomose verbunden und nach hinten hat sich an dem zweiten Bogengefäss das dorsale Randgefäss des Kiemendeckels entwickelt. Auch die beiden Randgefässe stehen mit einander durch Capillaren in Verbindung.

Das dorsale Stück des zweiten Bogengefässes findet sich in späteren Stadien überhaupt nicht mehr, es geht schon sehr bald (Stad. IV) zu Grunde (S. 476). Im III. Stadium ist es nur noch mit Mühe erkennbar, während man im IV. keine Spur mehr davon entdeckt; man sieht dann nur noch ein Gefäss von der Seite kommend in die Carotis münden und dieses liegt vor der Anlage des Spritzlochganges; es ist das erste Bogengefäss (Fig. 9 u. 10 *d. I.*). Die Anastomose zwischen den beiden ersten Bogengefässen hat sich stärker ausgebildet, und das dorsale Randgefäss ergiesst jetzt sein Blut durch das erste Bogengefäss in die Carotis.

Nach der Anordnung der Gefässe im II. Stadium erhält die Carotis ihr Blut einerseits aus den Kiemenarterien, welche ausserdem noch den ganzen Körper zu versorgen haben, und anderseits durch die capillare Verbindung von dem ventralen Randgefässe Blut aus dem Herzen, welches in diesem Stadium bei der verhältnissmässigen Grösse des Dotterorgans wohl in den Dottervenen arteriell gemacht wird; es erhalten auf diese Weise die wichtigen Organe des Kopfes hellrothes Blut. Mit dem Schwinden des Dotterorgans und der Ausbildung der Kiemen übernehmen natürlich die letzteren die Arterialisirung des Blutes, und es tritt deshalb eine besondere Verbindung zwischen den ausführenden Kiemenarterien und dem dorsalen Theil des ersten ursprünglichen Bogengefässes auf; es ist dies dasjenige Gefäss, welches die Fortsetzung der ventralen Verlängerung der ersten ausführenden Kiemenarterie bildet; es ergiesst sein Blut lateral in das erste ursprüngliche Bogengefäss (Fig. 9 u. 10 *br. o.*). Die Verbindung zwischen dem ventralen und dem dorsalen Randgefäss bildet ein sehr reichliches, über den ganzen Kiemendeckel verbreitetes Netz von Anastomosen und Capillaren. Die Existenz so starker Ernährungsgefässe für den Kiemendeckel wird erklärt durch das gewaltige Wachsthum des letzteren; denn in späteren

Stadien (Stad. VI) findet man sie nicht mehr, sondern sie werden durch andere kleinere Gefässe ersetzt, da dann der Kiemendeckel nur noch in demselben Maasse weiter wächst, wie die übrigen Organe.

Eine bedeutsame Veränderung bemerkt man auch im Verlaufe des ursprünglichen ersten Bogengefässes (Stad. V, Fig. 13 *d. I.*). Während es früher (Stad. IV, Fig. 10 *d. I.*) in fast gerader Richtung zur Carotis medianwärts läuft, bildet es allmählich einen nach vorn concaven Bogen, d. h. seine Mitte verschiebt sich nach hinten, sodass jetzt nur noch Anfang und Ende vor der Anlage des Spritzlochganges liegen, während die Mitte sich ventral von der pharyngealen Oeffnung des Ganges nach hinten zieht. Dieses Verhalten bildet den Uebergang zum letzten Stadium, in welchem sich die Gefässe im Wesentlichen wie beim erwachsenen Fisch verhalten (Fig. 15 *br. o.*). Das Gefäss, welches aus der ventralen Verlängerung des ersten Kiemengefässes hervorgeht, ist die A. hyoideo-opercularis Joh. Müller's. Sie vereinigt sich mit dem ausführenden Gefässe der Hyoidkieme (s. u. S. 499) und bildet mit ihm zusammen den Anfangstheil des ursprünglichen ersten Bogengefässes; letzterer zieht in einem vorn convexen Bogen ventral vom Spritzlochgang unter der Rachenschleimhaut nach hinten zu der inzwischen ausgebildeten Pseudobranchie, wo er sich in Capillaren auflöst; unmittelbar daneben liegt ein in entgegengesetzter Richtung verlaufendes Gefäss, welches in ziemlicher Entfernung von der pharyngealen Oeffnung des Spritzlochganges medianwärts zur Carotis läuft und sich mit ihr vereinigt. Das ursprüngliche erste Bogengefäss macht also vom IV. Stadium an folgende Wandlungen durch: Betrachtet man die Strecke zwischen der Einmündung der Hyoideo-opercularis und der Vereinigung mit der Carotis, so ist im Stadium IV (Fig. 10 *d. I.*) die Verbindung geradlinig, beim Stadium V (Fig. 13 *d. I.*) ist sie ein nach vorn concaver Bogen und bei Stadium VI, wie beim erwachsenen Thier ist dieser Bogen lang nach hinten ausgezogen, zwischen den beiden Schenkeln bilden Capillaren die Verbindung und aus dem ursprünglichen ersten Bogengefässe sind das zuführende und das ausführende Gefäss der Pseudobranchie geworden (Fig. 15 *aff. sp.* u. *eff. sp.*).

Die Hyoidkieme entsteht an dem ehemaligen ventralen Randgefäss, welches das zuführende Gefäss für die Kieme wird.

Das Blut wird dann von einem aus mehreren Aesten sich zusammensetzenden Gefäss gesammelt, welches, wie oben (S. 491) gesagt, zu der A. hyoideo-opercularis geht und sich mit ihr vereinigt. Die beiden Randgefässe verlieren, wie erwähnt, ihre Bedeutung und sind nicht mehr in diesem Stadium sichtbar.

Morphologische Deutung und Literatur.

Ueber die morphologische Bedeutung des Spritzlochganges kann ein Zweifel nicht bestehen und besteht auch in der That nicht in der Literatur.

Es könnte nur ein Punkt zur Erörterung Veranlassung bieten, welcher jedoch zu der Aufgabe meiner Arbeit in keiner direkten Beziehung steht, nämlich der dorsale Recessus (Otic diverticle von Wright). Es könnte sich nämlich fragen, ob diese Ausstülpung als die eigentliche Fortsetzung des Spritzlochganges, die dorsalwärts abgebogen ist, oder als eine secundäre Bildung aufzufassen sei. Im Vorausgehenden ist das Gebilde mehrfach erwähnt worden; die verarbeiteten Stadien waren jedoch nicht geeignet, die Entwicklung desselben in der genügenden Weise Schritt für Schritt zu verfolgen. Doch ist es mir nach allem wahrscheinlich, dass die Wright'sche Ansicht die richtige ist. Indessen ist dies, wie gesagt, ein Punkt, der die unmittelbare Aufgabe der Arbeit nicht berührt.

Auch über die Hyoidkieme und ihre zuführende Arterie kann eine Unklarheit nicht bestehen; jedoch sind hier zwei Punkte erwähnenswerth, welche mit Rücksicht auf die Pseudobranchie und ihre Gefässe Bedeutung haben. Erstens nämlich liegt die Kieme dem Hyomandibulare an, hat also ihre Lage zu dem Skelet des Hyoidbogens bewahrt und ist nicht der aus diesem Bogen hervorgehenden Hautfalte (dem Kiemendeckel) gefolgt. Diese Thatsache gewinnt eine scharfe Beleuchtung durch den Vergleich mit Acipenser, wo die Hyoidkieme mit der Ausbildung des Kiemendeckels verschoben und in der Nähe des Hinterrandes des letzteren verblieben ist; die Kieme liegt bei Lepidosteus an der Basis des Kiemendeckels. Dieses Lageverhältniss gewinnt Bedeutung für die Umgestaltung der im Bereiche des zweiten Bogengefässes während des IV. und V. Stadiums entstehenden Capillarnetze. Indem nämlich die Kieme im Anfange desven tralen Randgefässes angelegt wird, wird der da-

hinter liegende Theil des letzteren sammt den nach der dorsalen Seite emporführenden Capillarnetzen und dem dorsalen Randgefäss selber von der Blutzufuhr abgeschnitten und damit das zeitweilig so reich entwickelte System des zweiten Gefässbogens zum grössten Theil dem Untergange überliefert. Die reiche und eigenartige Entwicklung des zweiten Gefässbogens besteht, wie im Stadium V geschildert wurde, darin, dass sich aus seinem Anfangs- und Endstück das dorsale und ventrale Randgefäss des Kiemendeckels entwickelt, welche durch ein ausgedehntes Netz von Capillaren verbunden sind. Mit diesen Beziehungen des erwähnten Gefässgebietes als eines nutritiven Netzes, welches während der Periode des starken Wachsthums des Kiemendeckels bestehen bleibt, hängt wohl auch zusammen, dass die Kieme erst nach der Ausbildung des Deckels angelegt wird, denn irgend eine räumliche Behinderung für die Entstehung derselben liegt nicht vor.

Zweitens reicht am erwachsenen Thier das vordere (ventrale) Ende der Hyoidkieme nicht bis an das ventrale Ende der ersten Kiemenspalte, sondern bleibt, wie mir Herr H. Virchow mittheilt, bei einer Kopflänge von 225 mm um 17 mm von demselben entfernt. Dies Verhalten ist an sich am erwachsenen Thiere morphologisch nicht erklärbar, da es zwei Möglichkeiten für die Entstehung dieses Verhaltens giebt; erstens, dass die Kieme sich verschoben hat, zweitens, dass das ventrale Ende derselben obliterirt ist. Die Entwicklung der Gefässe jedoch, wie sie im Vorausgehenden geschildert worden ist (Stad. I, Fig. 3) liefert hierfür die Erklärung, indem die Theilungsstelle für das erste und zweite Bogengefäss in früheren Stadien nicht in der Nähe der ventralen Mittellinie, sondern weiter seitlich gelegen ist, an einer Stelle, welche dem ventralen Ende der Kieme entspricht. Da also hier erst, was nach Schwund des ventralen Endes des ersten Bogengefässes allerdings nicht mehr erkennbar ist, das eigentliche zweite Bogengefäss beginnt, so kann auch die Kieme nur bis an diesen Punkt heranreichen.

Die Rolle einer ausführenden Hyoidarterie wird nach einander von drei verschiedenen Gefässabschnitten übernommen: zuerst, bevor die Kiemen auftreten, von dem dorsalen Stück des zweiten Bogengefässes selber (Stad. I u. II, Fig. 2, 3, 5, 6), dann, nachdem dieses frühzeitig zu Grunde gegangen ist (Stad. IV),

von einer in der Verlängerung des dorsalen Randgefässes nach vorn in den ersten Gefässbogen führenden Anastomose, welche zwar schon früher vorhanden ist, jetzt aber erst eine erhöhte Bedeutung gewinnt. Endlich drittens, nachdem diese Anastomose im Verfolg der vorhin geschilderten Verödung des opercularen Capillargefässnetzes gleichfalls verloren gegangen ist, durch eine mehr ventral gelegene Anastomose vom ventralen Randgefässe zur A. branchio-opercularis[1]); diese Anastomose entwickelt sich erst beim Entstehen der Kieme.

Eine wichtige morphologische Frage ist es, ob in einer der beiden zuletzt genannten Verbindungen ein Gefäss gefunden werden kann, welches der in Seitenlinie gelegenen A. efferens hyoidea der Selachier entspricht, welche ja in dieser Klasse direkt und ausschliesslich die A. afferens spiracularis liefert. Ich kann in dieser Beziehung nur sagen, dass für keines der beiden Gefässe eine unmittelbare Evidenz angeführt werden kann, dass aber zu Gunsten des dorsalen das frühe Auftreten und seine ziemlich seitliche Lagerung (Stad. II, Fig. 6), sowie die Richtung spricht und dass auch, wenn die Kieme frühzeitig genug ausgebildet würde, bevor das Gefäss zu Grunde geht, das letztere die morphologisch geforderte Lage zur Hyoid-Kieme haben würde. Das zuletzt gebildete der beiden Gefässe, d. h. die letzte oder definitive A. efferens hyoidea, scheint mir keinen Anspruch darauf zu haben, mit der erwähnten A. efferens hyoidea der Selachier homologisirt zu werden.

Pseudobranchie und ihre Gefässe: Ich komme jetzt zu dem eigentlichen Problem meiner Arbeit, nämlich zu der Frage der morphologischen Natur der Pseudobranchie, d. h. zu der Frage, ob die Pseudobranchie als Spritzlochkieme oder als ein Stück der Hyoidkieme aufzufassen sei.

Hierfür sind in der Literatur drei Punkte in Betracht gezogen worden: die Beziehung der Kieme zu der Spritzlochtasche, zu den Nerven und zu den Kopfgefässen, wozu wohl als vierter Punkt, gewissermaassen halb unbewusst, die Formverhältnisse der Kieme selbst hinzutreten.

1) Mit dem Namen A. branchio-opercularis bezeichne ich das Gefässstück aus der ventralen Verlängerung der A. efferens branchialis I., welches in der seitlichen Rachenwand zieht, vor dem Eintritt der A. hyoideo-opercularis, mit der es die A. afferens spiracularis bildet.

Letzteres möchte ich vorher berühren; die Pseudobranchie gleicht, wie Joh. Müller deutlich hervorhebt und abbildet (Cit. 2, Tafel V, Fig. 6) genau der Hyoidkieme, und da beide sich mit ihren Enden berühren, so kann allerdings der unmittelbare Eindruck gewissermaassen mit Evidenz dafür sprechen, dass man es mit Theilen einer Kieme zu thun hat. Dieser Eindruck kann für den Kenner des Selachierkopfes sich verstärken, indem bei der Mehrzahl von diesen die Spritzlochkieme nicht allein klein, sondern auch von rudimentärem Charakter ist, woraus, wenn man die Selachier als Vorläufer der Ganoiden betrachtet, geschlossen werden könnte, dass, wenn die Spritzlochkieme bereits bei den Selachiern ihren Kiemencharakter nicht mehr constant aufrecht erhält, sie dann bei den Ganoiden wohl einem völligen Schwunde unterliegen könnte. Diese Vorstellung einer fortschreitenden Degeneration wird jedoch hinfällig, wenn sich herausstellt, dass bei Teleostiern die Spritzlochkieme grossentheils erhalten ist und ihren Kiemencharakter so treu bewahrt, dass sie, wie H. Virchow bemerkt hat, die spezifischen Kiemencharaktere einzelner Familien annimmt (Cit. 8). Hier ist an die beiden Arbeiten von Maurer zu erinnern (Cit. 4 u. 7), in deren erster die Deckelkieme der Teleostier als Hyoidkieme, in deren zweiter jedoch im Gegensatze dazu sie als Spritzlochkieme angesehen wird. Es lässt sich daher aus dem wohlerhaltenen Kiemencharakter kein Schluss gegen die spiraculare Bedeutung entnehmen.

Beziehung zur Spritzlochtasche. Es kommen hier zwei Punkte in Betracht; die rudimentäre Form der Tasche und die Lage der Pseudobranchie zu derselben. Der Umstand, dass die Tasche eine so geringe Entwicklung erfährt, mag es plausibel erscheinen lassen, dass auch die Kieme rudimentär bleibt oder vielmehr gar nicht angelegt wird, wie es ja auch in der Darstellung von Balfour und Parker (Cit. 3, S. 429) hervortritt. Wir haben aber eben zu constatiren, dass diese enge Abhängigkeit nicht existirt, vielmehr trotz des Schwundes der Spalte die Kieme bestehen bleiben kann.

Hinsichtlich der Lage bemerkt Wright (Cit. 5, S. 489), die fragliche Kieme sei in dem von ihm beobachteten Stadium um die ganze Breite des M. addactor hyomandibularis hinter dem Taschencingang gelegen. Diese Beobachtung wird durch meine

Erfahrungen sehr wesentlich abgeändert, indem im Stadium V, wo die Anlage in Gestalt eines Wulstes sich bemerkbar macht (Fig. 14), dieser Wulst unterhalb des Einganges in die Tasche, halb vor, halb hinter demselben sich findet. Mit dieser Beobachtung allein ist zwar kein zwingender Beweis, aber doch ein hoher Grad von Wahrscheinlichkeit gegeben, dass es sich um eine Kieme der Spritzlochtasche handle; wir finden, so zu sagen, die Kieme, indem wir sie auf ihrer Wanderung verfolgen, noch ganz in der Nähe ihres ursprünglichen Platzes, und nur dem Umstande, dass dieselbe so stark verspätet auftritt, und dass der Gang rudimentär ist, haben wir es zuzuschreiben, dass wir sie nicht mehr an ihrem richtigen Fleck treffen.

Beziehung zu den Nerven: Wir haben es hier mit der Seite des Problems zu thun, welche Ramsay Wright in die Betrachtung eingeführt hat, und wir haben es diesem Autor zu verdanken, dass auch diese wichtigen Beziehungen zur Sprache gekommen sind; denn in letzter Linie wird es uns nicht genügen, zu constatiren, ob wir es mit einer Kieme des 1. oder 2. Visceralbogens zu thun haben, sondern wir werden nur dann ein befriedigendes Bild von den Verschiebungen und Veränderungen gewinnen, wenn wir die gegenseitigen Verhältnisse aller constituirenden Theile: Skelet, Muskeln, Nerven, Gefässe, Schleimhaut in einem Gesammtbilde vor Augen haben. Das Ergebniss, zu welchem Wright durch das Studium der Nerven gelangt, ist, dass die Pseudobranchie ein Stück der Hyoidkieme und nicht die Spritzlochkieme sei.

Wright formulirt seinen Beweis dahin, dass der Glossopharyngeus, der Nerv der ersten Kiemenspalte, nicht nur zu den beiden an diese Spalte grenzenden Halbkiemen in Beziehung trete, sondern auch die Pseudobranchie innervire und zwar letztere vermittels seines R. praetrematicus (Cit. 5, S. 490). Von dem N. facialis giebt Wright sodann eine Analyse und Abgrenzung gegen den Trigeminus, woraus für unsere Zusammenfassung wichtig ist, dass nach der Meinung des genannten Autors im R. oticus des Nerven der R. praetrematicus des Facialis d. h. der Spritzlochtasche mit enthalten sei und zwar in Gestalt des ventralen zu dem Sinnesepithel des Divertikels (Cit. 5, S. 491) gefundenen Zweiges. Wright bemerkt selbst, dass eine Controle seiner Ansichten durch die Embryologie erwünscht sei, jedenfalls hat

aber die Meinung eines so bewährten Kenners des Ganoidenkopfes ein grosses Gewicht. Trotz dieser Autorität und trotzdem ich selber über die Verbreitung der Kopfnerven nicht eingehender informirt bin, will es mir doch scheinen, als wenn die Darstellung von Wright sich selber schlägt, indem er hervorhebt, dass der untere Abschnitt der Hyoidkieme (hyoidean demibranch) nicht vom Glossopharyngeus, sondern vom Facialis innervirt werde (Cit. 5, S. 490 u. 491). Die Erklärung, welche anscheinend mit den Worten gegeben werden soll: „I would attribute this to the interruption of the vascular arch connecting the upper and lower parts of the hyoidean demibranch" (Cit. 5, S. 149), ist mir nicht recht verständlich, denn innerhalb der Hyoidkieme (hyoidean demibranch von Wright) giebt es thatsächlich keine Gefässunterbrechung, weder in embryonalen Stadien, wie meine vorausgehende Darstellung zeigt, noch im erwachsenen Zustande, wie die Ausführungen von Johannes Müller lehren und wie ich aus den Injektionspräparaten des Herrn Prof. H. Virchow ersehe, die am frischen Material gemacht sind. Wenn also der Hyoidkieme von Lepidosteus ihre Bedeutung als Kieme der Vorderwand der ersten Kiemenspalte belassen wird, obwohl der untere Theil derselben vom Facialis innervirt wird, so ist kein zwingender Grund vorhanden, der Pseudobranchie den Charakter einer Spritzlochkieme abzusprechen, obwohl sie vom Glossopharyngeus versorgt ist. Die logische Nothwendigkeit, dass die Pseudobranchie zum zweiten Bogen gehören muss, scheint mir damit beseitigt und die Möglichkeit hergestellt, dass sie trotz der Beziehungen zum Glossopharyngeus eine Spritzlochkieme ist. Aufgabe der Untersuchung, sei es der vergleichend anatomischen, sei es der embryologischen, würde es nun sein, nachzuweisen, wie diese Verbindung zu Stande gekommen ist. Jedenfalls scheint mir, dass diesen Beziehungen der Kieme zum Nerven nicht eine so entscheidende Bedeutung zukommt, wie Wright ihnen beimisst.

Beziehungen zu den Gefässen: Johannes Müller hat in seiner bekannten Darstellung (Cit. 2) auf die Verbindung mit den Kopfgefässen die Behauptung gegründet, dass die Pseudobranchie von Lepidosteus der Spritzlochkieme der Selachier entspricht. Die Uebereinstimmung besteht in den ausführenden Gefässen, während die zuführenden Differenzen zeigen.

Die Aufgabe der ontogenetischen Betrachtung ist die gleiche welche hinsichtlich der Teleostier Maurer und Dohrn klar hingestellt haben, nämlich festzustellen, ob während der Entwicklung dieselben Zustände, welche bei den Selachiren permanent sind, sich auffinden lassen oder, anders ausgedrückt, ob sich erweisen lässt, dass das Gefässstück, an welchem die Pseudobranchie entsteht, ein Abschnitt des ersten Visceralbogengefässes ist. Um alle einzelnen Züge dieses Problems klar hervortreten zu lassen, müssen zunächst die übereinstimmenden und abweichenden Punkte zwischen Lepidosteus und den Selachiern hervorgehoben werden.

Die Angelegenheit der ausführenden Arterie steht äusserst klar; die A. efferens der Pseudobranchie verbindet sich ebenso wie die von Acipenser und den Selachiern mit der Carotis und giebt ausserdem die A. ophthalmica magna (Chorioidalarterie) ab zum Auge. Bei Knochenfischen verhält sich die Sache embryonal anfänglich ebenso, dann aber löst sich, wie Dohrn darstellt und durch sehr schöne von Ed. Meyer gezeichnete Reconstruktionsfiguren erläutert hat, die Verbindung mit der Carotis. Lepidosteus, Acipenser, Selachier und frühere embryonale Stadien von Teleostiern verhalten sich also hier übereinstimmend; in einer Beziehung aber bleiben Lepidosteus und Acipenser auf einer primitiveren Stufe stehen, als die Selachier, nämlich darin, dass die mediane Vereinigung der Carotiden, welche hinter der Einmündung der A. efferens spiricularis liegt, bei ihnen ausbleibt.

In den zuführenden Gefässen zeigen die Selachier eine von der Mitte der Basis der Hyoidkieme ausgehende Arterie, welche ihrem Beginne nach als A. efferens hyoidea lateralis und ihrer Endigung nach als A. afferens spiracularis bezeichnet werden kann. Die Teleostier besitzen eine ganz andere Gefässversorgung ihrer Pseudobranchie aus einer ventralen Verlängerung der ausführenden Arterie des ersten Bogens. Man hat sich, wie die Arbeiten von Maurer und Dohrn zeigen, bemüht, durch Untersuchung embryonaler Stadien von Teleostiern eine Vermittlung zwischen dem Verhalten dieser Klasse und den Selachiern herzustellen; eine Zwischenform zwischen beiden war jedoch in ebenso überzeugender und jedenfalls einfacherer Weise auf vergleichend anatomischem Wege zu gewinnen, nämlich durch Untersuchung der Ganoiden. Bei Acipenser entsteht die A. affer. spir., wie Joh.

Müller zeigt, aus zwei Zuflüssen, einem aus der ventralen Verlängerung des ersten Kiemenbogengefässes, einem zweiten von der Hyoidkieme. Man kann das damit gegebene Verhalten vielleicht am deutlichsten in der Nomenclatur wiedergeben, wenn man sagt, zwei Gefässe, eine A. branchio-opercularis und A. hyoideo-opercularis vereinigen sich zur Bildung der A. afferens spiracularis.

Bei Lepidosteus haben wir nun genau das Gleiche: Ein Gefäss aus der ventralen Verlängerung der ersten Kiemenarterie (A. hyoideo-opercularis von Joh. Müller) und ein zweites aus der Hyoidkieme vereinigen sich zur Bildung der A. affer. der Pseudobranchie, und da die Kieme, welche von diesem Gefäss versorgt wird, bei Acipenser Spritzlochkieme ist, so wird es dadurch wahrscheinlich, dass die Pseudobranchie von Lepidosteus die gleiche Bedeutung hat. Wenn nun auch nach dem Gesagten Lepidosteus ebenso wie Acipenser eine Zwischenstufe zwischen den Selachiern und Teleostiern einzunehmen scheinen, so gebietet doch die Vorsicht, nicht ohne Weiteres die eben erwähnte A. effer. hyoidea derselben, der so charakteristischen A. effer. hyoidea der Selachier gleichzustellen, da sie nicht wie diese in Seitenlinie nach vorn zieht. Hier findet sich nun ein wichtiger Punkt, der auf Grund der Entwicklung zu erörtern ist. Von den im Vorausgehenden (S. 494) zur Sprache gebrachten drei zuführenden Arterien zu dem dorsalen Stück des ersten Bogengefässes ist das eine am meisten ventral gelegene die ventrale Verlängerung aus dem ersten Kiemengefäss bezw. deren Fortsetzung, die A. branchio-opercularis; die beiden anderen treten aus dem zweiten Bogengefäss aus, das dorsale früher, das ventrale oder das mittlere der drei Gefässe später; von den beiden zuletzt genannten Gefässen entspricht das untere, später auftretende der definitiven A. hyoideo-opercularis, doch hat nach meiner Meinung das obere früher auftretende mehr Anspruch darauf, mit der lateralen A. effer. hyoidea = affer. spir. der Selachier homologisirt zu werden. Ein strenger Beweis ist jedoch auch dafür nicht vorhanden.

Etwas weiteres, um meine Befunde in ihrer morphologischen Bedeutung zu charakterisiren, weiss ich nicht hinzuzufügen; die Pseudobranchie entsteht thatsächlich an einem Stück des ersten Bogengefässes und erweisst sich damit als Spritzlochkieme. In der A. effer. spir., wie wir nunmehr sagen können, erhält sich ein Stück von dem dorsalen Abschnitt des ersten Bogengefässes,

aber auch die A. affer. spir. geht aus dem dorsalen Abschnitt des ersten Bogengefässes hervor, welches von der Stelle an zu rechnen ist, wo das dorsale Randgefäss des Kiemendeckels einmündete (Fig. 12 und 13). Der ventrale Abschnitt verfällt einer capillaren Auflösung, verliert die Verbindung mit dem Truncus und erhält dafür die mit der ventralen Verlängerung aus dem ersten Kiemenbogen.

Somit sind die Verhältnisse mit aller denkbaren Klarheit auf die morphologisch primären Zustände zurückgeführt und Schritt für Schritt abgeleitet und stellen sich mindestens ebenso klar dar, wie bei irgend einer anderen der niederen Wirbelthierklassen. Nirgends hat sich die Nothwendigkeit erwiesen auf unbestimmte „lacunäre Bluträume" Bezug zu nehmen, wie sie Dohrn (Cit. 6) heranzieht, sondern überall handelt es sich von Anfang an um klare Gefässbahnen, deren Umänderungen sich mit grösster Wahrscheinlichkeit für jede Phase auf veränderte Bedingungen nutritiver, respiratorischer und mechanischer Natur zurückführen lassen. Complicationen durch anderweitige Gefässbogen, welche etwa unbekannten hypothetischen Kiemenbogen zwischen Mandibular- und Hyoidbogen entsprechen könnten, haben sich dabei nicht gefunden, vielmehr sind nur die Gefässbogen vorhanden, welche nach dem altbekannten Schema zu erwarten waren. Ebenso wenig hat sich ein primitives Gefäss herausgestellt, welchem Maurer auf Grund seiner Untersuchungen bei Amphibien (Cit. 7) einen grossen morphologischen Werth beimisst, welches ventral im Hyoidbogen und dorsal im Mandibularbogen seinen Platz hätte, sondern die beiden ersten Bogengefässe sind von der ventralen bis zur dorsalen Seite getrennt vorhanden; nur zeigen sie eine für die späteren Verhältnisse bedeutsame Besonderheit darin, dass die Stelle, an welcher sie sich aus einem gemeinsamen Anfangsstück sondern, von Anfang an nach der Seite verschoben ist (Fig. 3).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIX—XX.

Sämmtliche in den Figuren angewandte Bezeichnungen alphabetisch geordnet:

aff. br. I = A. afferens branchialis I.

aff. br. II = A. afferens branchialis II.

aff. br. III+IV = gemeinsamer Stamm für:

aff. br. III = A. afferens branchialis III und

aff. br. IV = A. afferens branchialis IV.
aff. hy. = A. afferens hyoidea.
aff. sp. = A. afferens spiracularis.
an. = Anastomose zwischen arc. I und arc. II.
Ao. = Aorta.
arc. I+II = gemeinsamer Stamm für arc I und arc II.
arc. I = Gefäss des 1. Visceralbogens.
arc. II = Gefäss des 2. Visceralbogens.
arc. II' = vorderer Theil des capillaren Anastomosennetzes zw. h. d. u. h. v.
arc. III+IV = gemeinsamer Stamm für arc. III u. arc. IV.
arc. III = Gefäss des 1. Kiemenbogens.
arc. IV = Gefäss des 2. Kiemenbogens.
arc.[1] = einer der Zuflüsse aus dem vom ventralen Randgefäss abgehenden Capillarnetz.
Arc. I = 1. Kiemenbogen.
Arc. II = 2. Kiemenbogen.
au. = Gehörorgan.
br. o. = A. branchio - opercularis (s. S. 494).
Bu. = Bulbus mit den Klappen.
Ca. = Carotis.
ce. = Gehirnarterie, A. cerebralis.
Ch. = Chorda.
Co. = Herz.
d. I = dorsales Stück des 1. Bogengefässes.
d. II = dorsales Stück des 2. Bogengefässes.
eff. br. I = A. efferens branchialis I.
eff. br. II = A. efferens branchialis II.
eff. br. III+IV = vereinigter Stamm von:
eff. br. III = A. efferens branchialis III.
eff. br. IV = A. efferens branchialis IV.
h. d. = dorsales Randgefäss des Kiemendeckels.
h. d'. = Zuflüsse zum dorsalen Randgefäss (h. d.)
He. = Leber.
h. v. — ventrales Randgefäss des Kiemendeckels.
h. v'. = Seitenzweig des ventralen Randgefässes.
i. o. = A. infraorbitalis.
M. add. = M. adductor hyomandibularis.
Md. = Mandibula.
n. = A. nasalis.
o. = A. ophthalmica.
Op. = Kiemendeckel.
Per. = Pericardialhöhle.
Ph. = Rachenhöhle.
Qu. = Querast des ersten Bogengefässes (S. 472).
R. o. = Ramus oticus VII.
Sp. = Anlage d. Spritzlochganges.
Sp'. = Spritzlochtasche.
Sp'' = oberes Ende des Divertikels des Spritzlochganges.
Tr. = Truncus arteriosus.
Tr'. = Truncus vor dem Abgang des A. effer. br. II.
Vi. = Dottersack.
W. = Wulst unterhalb der Anlage des Spritzlochganges.
V. = Venendurchschnitte auf den Querschnittszeichnungen.
H. k. = Hyoidkieme.
Ps. = Pseudobranchie.

Fig. 1. Querschnitt durch die Anlage des Spritzlochganges einer Larve von 8 mm (s. S. 466) Vergr. = 40.
Fig. 2. Vorderende der gleichen Larve aus der Querschnittserie reconstruirt (s. S. 468) Vergr. = 40.

Fig. 3. Dasselbe wie Fig. 2 von oben gesehen (s. S. 468). Vergr. = 40.
Fig. 4. Querschnitt durch die Anlage des Spritzlochganges einer Larve von 10,9 mm (s. S. 470). Vergr. = 40.
Fig. 5. Vorderende der gleichen Larve wie Fig. 4. aus der Querschnittserie reconstruirt (s. S. 471). Vergr. = 40.
Fig. 6. Dasselbe von oben gesehen. Vergr. 40.
Fig. 7. Querschnitt durch die Anlage des Spritzlochganges einer Larve vom Stadium III. Vergr. = 40.
Fig. 8. Querschnitt durch die Anlage des Spritzlochganges einer Larve von 16 mm (s. S. 475). Vergr. = 40.
Fig. 9. Kopf der gleichen Larve wie Fig. 8 aus der Querschnittserie reconstruirt (s. S. 476). Vergr. = 30.
Fig. 10. Derselbe von oben gesehen. Vergr. = 30.
Fig. 11. Querschnitt durch den Spritzlochgang eines jungen Thieres von 26 mm (s. S. 479). Vergr. = 30.
Fig. 12. Kopf des gleichen Thieres wie in Fig. 11 von der Mitte des Auges bis zum hinteren Rande des Kiemendeckels, von der Seite gesehen; aus der Querschnittserie reconstruirt (s. S. 480). Vergr. = 20.
Fig. 13. Derselbe von oben gesehen. Vergr. = 20.
Fig. 14. Seitliche Pharynxwand des gleichen Thieres vom Medianschnitt gesehen nach einer Plattenreconstruktion. Der Kopf ist in derselben Ausdehnung reconstruirt, welche den beiden vorhergehenden Abbildungen entspricht, jedoch ohne Gehirn.
Fig. 15. „Gefässe der Kiemendeckelkieme und Pseudobranchie" nach Joh. Müller (Cit. 2., Taf V, Fig. 6). Die Bezeichnungen entsprechen denen in den übrigen Figuren.

In den Gefässzeichnungen (Fig. 2, 3, 5, 6, 9, 10, 12, 13) sind die Ebenen der Querschnitte durch Pfeile, die von der Figur abgewandt sind, angedeutet. Bei Figur 11 ist die linke Seite des Schnittes berücksichtigt, welche durch die Mitte der pharyngealen Oeffnung des Spritzlochganges geht.

Verzeichniss der in der Arbeit verwertheten und citirten Literatur.

1. Joh. Müller, Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Verhandlungen der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1839.
2. Derselbe, Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische. Verhandlungen der Berliner Akademie der Wissenschaften 1846.
3. F. M. Balfour und W. N. Parker, On the structure and deve-

lopment of Lepidosteus. Phil. Transact. of the R. S. London 1882, vol. 173, p. II.
4. F. Maurer, Ein Beitrag zur Kenntniss der Pseudobranchien der Knochenfische. Morphol. Jahrbuch IX.
5. Ramsay Wright, On the hyomandibular clefts and pseudobranchs of Lepidosteus and Amia. Journ. of Anat. and Phys. 1885.
6. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XI. Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. Mittheilungen aus der zoolog. Station zu Neapel VII. 1886/87.
7. F. Maurer, Die Kiemen und ihre Gefässe bei Anuren und urodelen Amphibien und die Umbildung der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern. Morph. Jahrbuch XIV.
8. H. Virchow, Ueber die Augengefässe der Selachier und die Verbindung derselben mit den Kopfgefässen. Verhandlungen der Physiolog. Gesellschaft zu Berlin. Jahrgang 1889/90.
9. Derselbe, Embryologische und angiologische Erfahrungen über nordamerikanische Wirbelthiere. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde. Jahrgang 1894.
10. Fr. Fülleborn, Bericht über eine zur Untersuchung der Entwicklung von Amia, Lepidosteus und Necturus unternommene Reise nach Nord-Amerika. Sitzungsberichte der Königl. Preussischen Akademie der Wissenschaften, Berlin 1894.

Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Nemertinen.

Von

Jacob Lebedinsky,
Privatdocent an der Universität in Odessa.

Hierzu Tafel XXI, XXII, XXIII.

Die Nemertinen entwickeln sich, wie bekannt, auf zweierlei Weise. Die einen laufen in der Ontogenie eine streng ausgesprochene Metamorphose durch, indem sie die larvalen Formen durchgehen, die anderen entwickeln sich dagegen ohne jede

Metamorphose und besitzen keine Larvenform. Danach unterscheidet man indirekte und direkte Entwicklung der Nemertinen.

Was die indirekte Entwicklung der Nemertinen betrifft, ist dieselbe vergleichsweise ziemlich vollständig untersucht; die hierbezüglichen Arbeiten von Metschnikoff (1), Bütschli (2), Salensky (3), Bürger (4) und Hubrecht (5) behandeln dieses Thema gründlich. Unsere Kenntnisse über die direkte Entwicklung der Nemertinen sind dagegen nur fragmentarisch und durchaus karg und dürftig. Von den diesbezüglichen Arbeiten sind die einen ziemlich alt und fordern neuere Behandlung (6), die anderen bewegen sich nur in dem Rahmen von kurzen Notizen und die spätesten Stadien als die frühesten falsch qualificirend (7), die dritten behandeln wiederum die Entwicklung nur nach optischen Schnitten (8). Die einzige mehr ausführliche Arbeit, welche die direkte Entwicklung der Monopora vivipara behandelt, ist diejenige von Salensky (9). Aber Monopora ist vivipar und bietet dadurch jedenfalls in der Ontogenie einige specielle Abweichungen dar und zweitens behandelt diese Arbeit hauptsächlich die Ontogenie des Nervensystems. Zuletzt sind einige eventuelle Bemerkungen über die direkte Entwicklung von Prosorochmus von Bürger (10) in seiner Monographie gemacht.

Die Arbeiten über die Nemertinen aus dem letzten Decennium behandeln nur die Anatomie, Histologie und Systematik dieser Thiere gründlich; die Ontogenie aber ist ganz bei Seite gelassen. Seit dem Jahre 1884 sind keine gründlichen embryologischen Untersuchungen erschienen. Ich stimme Bürger bei, wenn er klagt: „unsere Kenntnisse von den ersten Entwicklungsvorgängen bei den Nemertinen sind sehr lückenhaft. So sind wir über die Entwicklung der Protonemertinen völlig im Dunkeln. Auch über die Entwicklung der Eupoliiden wissen wir nichts. Ferner sind unsere Kenntnisse von der Ontogenie der Meso- und Heteronermetinen dürftig zu nennen. Am genauesten sind wir über die Entwicklungsgeschichte der Metanemertinen unterrichtet, wo wir sie wenigstens fragmentarisch von den meisten Gattungen besitzen[1]). Es ist mir nicht gelungen, gesteht Bürger, bedeutende Lücken im embryologischen Theil auszufüllen[2]).

1) O. Bürger, Nemertinen. Monographie, S. 456.
2) Ibid. Vorwort, S. 5.

Sind unsere Kenntnisse über die Entwicklungsgeschichte der Nemertinen lückenhaft, dürftig, veraltet und theilweise unrichtig, so scheint mir jede neuere Mittheilung aus diesem Gebiete nützlich und wünschenswerth zu sein.

Seit zwei Jahren beschäftigte ich mich mit der Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Mehrere und verschiedene Gattungen waren die Objecte meiner Untersuchungen. Aber nur einige von ihnen haben mir embryologisches Material geliefert. Das sind Drepanophorus spectabilis (Quatrf.), Tetrastemma vermiculus (Quatrf.), T. coronatum (Quatrf.), T. melanocephalum (Johnst.), Oerstedia dorsalis (Oerst.) und Cephalotrix bioculata (Oerst.). Von diesen Arten sind Drepanophorus spectabilis und Tetrastemma vermiculus ausführlich untersucht; die anderen bieten nur die ersten oder späteren Entwicklungsstadien dar. Meine Absicht ist, die Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der genannten Nemertinen — Drepanophorus spectabilis und Tetrastemma vermiculus — in dieser Arbeit zu behandeln.

I. Die Entwicklungsgeschichte von Tetrastemma vermiculus Quatr. (Bürger, Monographie. T. 3, Fig. 17 u. 18).

Diese Metanemertine legt die Eier in grosser Menge. Die abgelegten Eier sind in einer zähen Galerte eingebettet, von welcher man sie leicht befreien kann. Das frisch abgelegte Ei ist ausserordentlich klein, halbdurchsichtig und kugelig. Dasselbe wird (Fig. 1) von zwei Hüllen bekleidet. Die innere oder Dottermembran (*Dm.*) ist sehr zart und liegt der Eiperipherie dicht an; dieselbe ist nur auf Schnitten gut sichtbar. In späteren Stadien hebt sie sich von der Eioberfläche ab und wird bei dem lebendigen Embryo ganz klar wahrnehmbar. Die äussere Membran oder das Chorion (*Ch.*) ist derb und steht von der Eiperipherie weit ab. Sein ringförmiger Raum ist mit einer Flüssigkeit ausgefüllt, die bei Anwendung von Conservirungsreagentien gerinnt. Auf Schnitten (Fig. 1) zeigt das abgelegte unreife Ei ein grosses ovales Keimbläschen (*Kb.*), das etwas excentrisch liegt und eine präcis conturirte Hülle hat. Das Achromatin stellt ein feines Netz dar und das Chromatin zeigt mehrere Kerne und Bläschen, die der inneren Fläche der Hülle dicht anliegen; nur wenige von ihnen liegen im Innern des Keim-

bläschens. Das abgelegte Ei geht den Reifungsprocess durch. Das Keimbläschen rückt zur Eioberfläche und contrahirt sich ziemlich stark (Fig. 2). Nun kann die Befruchtung schon stattfinden, indem das Spermatozoid in das Ei an der gegenüberliegenden Seite desselben eindringt. Dasselbe stellt einen ziemlich grossen kugeligen Körper dar, der sich in einen blassen Fortsatz verlängert und mit einem hellen Hofe umgeben ist. Das reifende Ei theilt zwei Richtungskörperchen ab. Die erste Richtungsspindel (Fig. 3) ist im Vergleich mit dem Keimbläschen sehr klein. Dieselbe zeigt vier doppelte in der Aequatorialebene liegende Chromosomen und steht senkrecht zur Eioberfläche. Das innere Ende der Spindel ist von einem hellen Hofe umgeben. Das erste Richtungskörperchen enthält vier kleine rundliche Chromosomen. Die Abtheilung des zweiten Richtungskörperchen habe ich nicht beobachtet, aber das fertige schon abgetheilte zweite Richtungskörperchen enthält zwei kleine rundliche Chromosomen. Im reif gewordenen Ei ist der weibliche Pronucleus (Fig. 4) im Vergleich mit dem Keimbläschen durchaus winzig; derselbe ist rund, enthält zwei kleine rundliche Chromosomen und rückt von der Eioberfläche nach innen, um den männlichen Pronucleus zu treffen. Das Zusammentreffen beider Pronuclei und ihre beiderseitigen Verhältnisse — Verschmelzung oder Individualität der Pronuclei — konnte ich nicht beobachten.

Das reife und befruchtete Ei segmentirt sich. Durch die zwei ersten meridionalen und zu einander senkrechten Furchen zerfällt das Ei in vier gleich grosse Blastomeren. Diese begrenzen eine röhrenförmige Segmentationshöhle, die sich oben und unten öffnet. Die dritte äquatoriale Furche theilt das Ei in zwei ungleiche Hälften: die obere kleinere besteht aus vier kleinen und die untere grössere aus vier grossen Blastomeren. Diese Differenz zwischen den oberen und unteren Furchungszellen bleibt während des ganzen Furchungsprocesses. Die junge, aus 32 Furchungszellen bestehende Blastula (Fig. 5) ist kugelig und bipolar. Die Zellen des oberen Pols sind cubisch und kleiner als die cylindrischen Zellen des unteren Pols. Eine solche Blastula segmentirt sich weiter und wird etwas länglichoval (Fig. 6). Die Differenz zwischen den Zellen des oberen und des unteren Pols ist nun nicht so scharf wie früher. Die oberen Zellen stehen locker beieinander und die Richtungskörperchen können in die Seg-

mentationshöhle gerathen. Im Vorder- sowie im Hinterende der Blastula, auf der Grenze zwischen der Dorsal- und Ventralseite derselben liegt je eine grosse rundliche Zelle, alle beide enthalten gute karyokinetische Spindeln. Die weiter durchgefurchte Blastula (Fig. 7) zeigt eine noch geringere Differenz zwischen den Zellen des Ober- und Unterpols der Blastula. Die zwei grossen runden Zellen sied etwas verschoben: die vordere liegt dorsal von der Vorderspitze und die hintere liegt etwas ventral von dem Hinterende der Blastula. Nun ist der obere Pol dem vorderen und der untere dem hinteren Ende der Blastula genähert. In dem ersten bemerkt man nun zwei grosse rundliche Zellen (Fig. 8), die vortreffliche Spindeln enthalten und so locker bei einander liegen, dass die Richtungskörperchen zwischen ihnen in die Segmentationshöhle passiren können. In dem unteren Pol, der nun excentrisch und dem hinteren Ende der Blastula genähert ist, befinden sich zwei grosse runde Zellen, die gute karyokinetische Figuren zeigen. Die Blastula besitzt nun eine vollkommene bilaterale Symmetrie: dieselbe ist länglich-oval, ihre Dorsalseite besteht aus cubischen Zellen und ist etwas gewölbt; die Ventralseite besteht aus cylindrischen Zellen und ist flach; der Sagittalschnitt fällt zwischen beiden grossen runden Zellen des vorderen und zwischen denjenigen des hinteren Endes der Blastula und halbirt dieselbe.

Die zwei vorderen im Oberpol liegenden grossen rundlichen Zellen halbiren sich und so bilden sich hier vier grosse runde Zellen, die alle gute Spindeln enthalten (Fig. 9). Diese vier grossen runden Zellen vermehren sich, und dabei knospen sie kleine ganz kugelige Zellen ab (Fig. 10). Diese sind von den sie umgebenden Zellen stark gedrückt und verlängern sich in die Segmentationshöhle, indem sie kolbenförmig werden und ihre äusseren zueinander gepressten Enden zwischen den runden Zellen eingeklemmt sind. Alle abgeknospten und zueinander gepressten Zellen bilden ein besonderes Feld, das die erste Anlage der Kopfdrüse darstellt (Fig. 11 *Kd.*). Nun schalten sich einige von den benachbarten Zellen zwischen den grossen runden ein und trennen diese letzten von einander (Fig. 12). Während sich die vorderen runden Zellen in lebhafter Vermehrung befinden, fangen die zwei hinteren im Unterpol liegenden grossen runden Zellen an sich zu theilen, indem sie schöne Spindeln zeigen (Fig. 13).

Bei der etwas vorgeschrittenen Blastula vermehren sich die abgeknospten kleinen runden Zellen; es vermehren sich auch die grossen runden Zellen, und das Kopfdrüsenfeld wird grösser. Dasselbe ist oval und besteht aus kleinen und grossen runden Zellen, zwischen denen die flaschenförmigen Zellen eingedrückt sind; die grossen runden Zellen liegen äusserlich und begrenzen das Kopfdrüsenfeld, das eine vollkommene bilaterale Symmetrie zeigt (Fig. 14. u. 15). In der Gegend des Kopfdrüsenfeldes unterscheidet sich die Dorsalseite der Blastula von der Ventralseite sehr scharf (Fig. 14 u. 15); hinter demselben ist diese Differenz gar nicht so scharf: die Zellen der Dorsal- sowie der Ventralseite sind hochcylindrisch (Fig, 16), nur die medialventral liegenden Zellen sind mehr verlängert und diese bestimmen die bilaterale Symmetrie der Blastula. Die zwei hinteren oder ventralen grossen runden Zellen, die im vorgehenden Stadium in der Theilung begriffen sind, halbiren sich nun und so bilden sich vier grosse runde Zellen, die alle vortreffliche Spindeln enthalten. Beide Paare dieser Zellen (Fig. 18) liegen medial und berühren sich miteinander. Eine solche Lagerung dieser vier Zellen ist nur vorläufig; bald schalten sich zwischen ihnen einige Zellen ein und trennen die grossen runden Zellen von einander. Die Zahl der sich einschaltenden Zellen vergrössert sich, und es bildet sich ein Feld — das Entodermfeld — das vier grosse runde Zellen markiren, indem ein Paar derselben am vorderen und ein anderes am hinteren Ende des Feldes gelagert ist (Fig. 17).

Was die histologische Differenzirung der Blastulazellen betrifft, so ist dieselbe schon ausgesprochen, und die Blastodermzellen unterscheiden sich von einander der Form und der Grösse nach. Wir unterscheiden die grossen und die kleinen runden und kolbenförmigen Zellen des Kopfdrüsenfeldes, die grossen flaschenförmigen Zellen des Entodermfeldes und die vier dasselbe markirenden, kräftigen, runden Zellen. Das Protoplasma der Zellen ist feinkörnig und färbt sich gut; die äusseren Enden der Zellen sind glashell, membranartig und mit der Dottermembran dicht bedeckt. Dieselben bilden zusammen eine oberflächliche klare Zone (Fig. 16 u. 17), die den zarten Wimperpelz später bildet. Der Zellkern ist gross, rund und reich an Chromatin, das sich in der inneren, zur Segmentationshöhle gewendeten Hälfte des Kernes häuft, die gut conturirt ist. Bei der noch

weiter vorgeschrittenen Blastula sind die Zellen des Kopfdrüsenfeldes noch mehr vermehrt und liegen ganz symmetrisch. Die kleinsten runden Zellen sind von den kleinen runden abgeknospt (Fig. 19). Das Entodermfeld ist vergrössert und die vier dasselbe markirenden grossen runden Zellen sind streng symmetrisch und paarweise gelagert (Fig. 20): ein Paar dorsal am Hinterrande des Entodermfeldes, ein anderes ventral am Vorderrande desselben. Die ventral liegenden Zellen sind mehr zu einander genähert, als die dorsalen und sind nur durch zwei mediale Zellen von einander getrennt, die immer feiner und länger sind, als die ihnen entsprechenden dorsal liegenden Zellen.

Eine solche Blastula, die dorsal vom Vorderende ein Kopfdrüsenfeld und ventral vom Hinterende ein Entodermfeld besitzt und eine vollkommene bilaterale Symmetrie bietet, wandelt sich in eine Gastrula um. Das Entodermfeld fängt an sich einzustülpen, und der Einstülpungsprocess vollzieht sich sehr langsam. Es stülpt sich zuerst der vordere Rand des Entodermfeldes ein: einige Zellen verlängern sich stark, indem sie kolbenförmig werden und stülpen sich in die Segmentationshöhle ein (Fig. 21 u. 22, 23 u. 24). Der Blastoporus (*Bl.*) stellt eine flache Einsenkung dar; die Gastralhöhle ist schwach ausgesprochen, aber die Gastrulation documentirt sich ohne Weiteres in der Anordnung der Kerne in den Zellen des Entodermfeldes. Die eingestülpten Zellen sind stark verlängert, ihr Kern ist dem innern Ende genähert, und einige von ihnen zeigen karyokinetische Spindeln. Vor und hinter dem Entodermfelde liegen je eine grosse runde Zelle, die vortreffliche Spindeln enthalten und von sich die Zellen abtheilen, welche sich zum Entodermfelde vereinigen (Fig. 21, 22 u. 23 *Vmz.*, *Hmz.*). Die Kopfdrüse (*Kd.*) stellt in dem Gastrulastadium ein Feld von rundlichen Zellen dar, die sich vermehren, indem sie gute Spindeln enthalten. Dasselbe zeichnet sich sehr scharf inmitten der anliegenden Zellen aus. Schon jetzt legen sich einige Organe an, und man kann die erste Anlage der Kopfgrube (resp. des Frontalorgans) wahrnehmen, die sich vor dem Kopfdrüsenfelde anlegt und aus wenigen mächtigen flaschenförmigen, sehr grosse Kerne besitzenden Zellen besteht (Fig. 21 *Kg.*).

Ventral von der Kopfgrubenanlage und in Berührung mit derselben legt sich der Rüssel an (*R.*). Die Rüsselanlage stellt

eine Gruppe cylindrischer Zellen dar, die einen kleinen Kern enthalten und dieser ist dem peripherischen Rande der Zelle genähert. Unter der Rüsselanlage liegt eine in der Theilung begriffene rundliche Zelle, deren Abkömmlinge sich zur Rüsselanlage vereinigen.

Die etwas vorgeschrittene Gastrula (Fig. 25) bietet die bisher angelegten Organanlagen mit aller Deutlichkeit dar. Die vordere kleinere Hälfte des Entodermfeldes ist deutlich eingestülpt und die eingestülpten Zellen sind typische kolbenförmige Zellen. Die hintere grössere Hälfte des Entodermfeldes ist umfangreicher geworden, aber stülpt sich sehr träge ein. Das Entodermfeld ist, wie früher, von den grossen runden Zellen begrenzt, von denen die hinteren sich lebhafter theilen und die hintere Hälfte des Entodermfeldes ist deutlich vergrössert. Die Kopfdrüse (*Kd.*) stellt ein Feld aus kleinen Zellen dar, die blass sind und von grossen runden Zellen umlagert sind. Diese letzten (Fig. 26) befinden sich in lebhafter Vermehrung, da alle Spindeln enthalten, und behalten ihre strenge bilateralsymmetrische Anordnung, die sich durch eine vordere und eine hintere Zwischenzelle bestimmt. Die Kopfgrube (Fig. 25 *Kg.*) ist durch eine Gruppe von Zellen repräsentirt, die sich durch ihre grossen runden Kerne leicht erkennen lassen. Die central liegenden Zellen senken sich ein wenig ein. Die Rüsselanlage (*R.*) besteht aus feinen cylindrischen Zellen und ist von dem Entodermfelde durch wenige, viel niedrigere Zellen abgeschieden. Also sind jetzt alle wichtigen Organe gut angelegt, die Gastrula aber besteht nur aus zwei Keimblättern: Ecto- und Entoderm. Das Mesoderm hat sich noch nicht gesondert, die beiden Paare der grossen runden Zellen, die dasselbe darstellen, liegen noch im Ectoderm und sind von einander entfernt. Mit der immer mehr vorschreitenden Einstülpung des Entodermfeldes nähern sich beide Paare der grossen runden Zellen zu einander. Ist die Einstülpung zum Ende gebracht, so hat die Gastrula folgende Einrichtung. Dieselbe ist länglich-oval (Fig. 27); das eingestülpte Entodermfeld stellt eine birnenförmige Einstülpung dar (*D.*) mit kleiner Gastralhöhle. Die Entodermzellen sind gross und flaschenförmig und stehen radiär zur Gastralhöhle. Diese öffnet sich nach aussen durch den Blastoporus, der eine kleine Oeffnung darstellt und ventral vor dem Hinterende der Gastrula liegt. Beide Paare der grossen runden

Zellen sind nun eingestülpt und kommen in der Segmentationshöhle paarweise zu liegen: eines liegt vor und das andere hinter dem Blastoporus zwischen dem Ento- und Ectoderm (Fig. 27¹ *Vmg.*, *Hmg.*). Nun sind alle drei Blätter histologisch und der Lage nach differenzirt: das dritte Keimblatt — das Mesoderm — ist durch zwei Paare grosser runder Zellen repräsentirt, die Mutterzellen des Körpermesoderms sind. Der Embryo ist nun mit Cilien bedeckt, die schwach zu schwingen anfangen, und die angelegten Organe sind weiterentwickelt. Die Zellen der Kopfdrüsenanlage (Fig. 27 u. 27¹ *Kd.*) sind verlängert; ihre äusseren Enden sind verjüngt, zu einander gepresst und sehen blass aus; die inneren sind etwas aufgeblasen, enthalten feinkörniges Plasma und einen grossen runden Kern. Die Kopfdrüsenanlage ist von derjenigen der Kopfgrube durch einige Ectodermzellen abgetheilt. Diese letzte (Fig. 27 *Kg.*) liegt in der Vorderspitze des Körpers und stellt eine schlanke, fächerartige Platte aus flaschenförmigen Zellen dar, deren grosse, runde Kerne einen Bogen bilden. Die Rüsselanlage (Fig. 27 u. 27¹ *R.*) besteht aus sehr verlängten flaschenförmigen Zellen. Die central liegenden von ihnen senken sich schwach ein und ihnen entspricht eine seichte Vertiefung von aussen. Oben und unter der Rüsselanlage liegt je eine grosse runde Zelle, die eine deutliche Spindel enthält und die Rüsselanlage von den benachbarten Ectodermzellen scharf abgrenzt. Diese zwei Zellen stellen die Mutterzellen des Rüsselmesoderms dar. In diesem Stadium legt sich der Oesophagus und das Nervensystem an. Das letzte bietet die ventralen und die dorsalen Ganglienanlagen dar. Die Ventralganglienanlagen (Fig. 27 u. 28 *Vg.*) stellen zwei Ectodermverdickungen dar, die lateral und vor der Oesophagusanlage gelagert sind. Die Dorsalganglienanlagen (Fig. 28 *Dg.*) zeigen auch zwei Ectodermverdickungen, die sich lateral und hinter der Kopfdrüse selbständig anlegen. Jede ventrale sowie die dorsale Ganglionverdickung besteht aus einer Reihe von hohen Zellen des Ectoderms, die sich etwas schwach färben und einen grossen runden mit grobpunktirtem Chromatin versehenen Kern enthalten. Jeder Ganglionverdickung entspricht eine flache Einsenkung von aussen und die Dorsalganglienanlagen sind ebenso gross wie die ventralen. Der Oesophagus (Fig. 27 *Oes.*) legt sich medial, ventral an und seine erste Anlage besteht aus wenigen kolbenförmigen Zellen, die in die Segmentationshöhle sehr stark hineinragen.

Bei dem Embryo, der mit Cilien bekleidet ist und in den Eihüllen schnell rotirt, sind die angelegten Organe noch weiter entwickelt. Der Embryo (Fig. 29) ist länglichoval, seine Dorsalseite ist stärker gewölbt als die Ventralseite. Das Entoderm bildet einen birnförmigen Darm (*D.*), der sich vom Blastoporus (*Bl.*) zur Dorsalseite richtet und die Kopfdrüsenanlage erreicht. Die Wand des Darmes besteht aus einer Reihe flaschenförmiger Zellen, die eine gut ausgesprochene Gastralhöhle begrenzen. Die letzte öffnet sich nach aussen durch den Blostoporus (*Bl.*), der eine von Ectodermzellen wulstig umgebene Oeffnung darstellt. Die Mutterzellen des Mesoderms behalten ihre symmetrische Lagerung und enthalten gute Spindeln (Fig. 30). Die dorsalen oder hinteren (*Hmz.*) haben schon einige Zellen abgetheilt; diese sind klein und bilden sammt ihrer Mutterzelle einen Mesodermstreifen, der sich über den Darm nach vorne richtet. Die ventralen oder vorderen Mutterzellen des Mesoderms befinden sich in der Theilung. Die Kopfdrüsenanlage (Fig. 29 *Kd.*) ist ziemlich vergrössert, ihre Zellen sind flaschenförmig und bilden eine Platte, die von der Kopfgrube durch die runde Zelle gesondert ist. Der Oesophagus (Fig. 29 *Oes.*) ist in der Ausbildung vorgeschritten: die inneren Enden der flaschenförmigen Zellen gehen bogenartig ineinander über und begrenzen eine spaltförmige Höhle, die mit einer winzigen Mundöffnung nach aussen communicirt. Der Oesophagus krümmt sich nach hinten und richtet sich zum Entodermdarm. Das Nervensystem ist nun deutlicher ausgeprägt. Die Ventralganglienverdickungen (Fig. 29, 30 u. 31 *Vg.*) sind kräftiger und ihre flaschenförmigen Zellen sind fächerartig angeordnet; die central liegenden Zellen sind etwas eingestülpt und die Kerne in der Verdickung sind bogenartig angeordnet. Beide Anlagen der Ventralganglien (Fig. 31 *Vg.*) liegen symmetrisch zur medialen Ventrallinie und zwischen beiden liegt das cubische Ectoderm, von dem einige Zellen in der Theilung begriffen sind. Die Dorsalganglien (Fig. 31 *Dg.*) stellen die starken Ectodermverdickungen aus hohen cylindrischen Zellen dar und jede Verdickung ist etwas eingestülpt. Die ventralen, sowie die dorsalen Ganglienverdickungen bestehen nur aus einer Reihe Zellen und die ventralen sind in der Entwicklung etwas mehr vorgeschritten, als die dorsalen. Das Ventralganglion jeder Seite ist von dem dorsalen durch wenige Ectodermzellen getrennt. Das Ectoderm ist nun histologisch und deutlicher differenzirt: seine Zellen sind nach

aussen breit und nach innen ziehen sie sich in einen Fortsatz aus; der Kern liegt gewöhnlich dem Fortsatze genähert und baucht sich in denselben aus. Nun legen sich auch die Ventrallängsstämme oder die Ventralnerven an. Auf einem Horizontalschnitte (Fig. 32 *Vst.*) stellen sich zwei Ectodermleisten dar, die ventral und hinter den Ganglien gelagert sind. Jede Ectodermleiste besteht aus hohen cylindrischen Zellen, die nach hinten immer niedriger sind und in die cubischen Ectodermzellen übergehen. Nach vorne ist jede Ectodermleiste dem entsprechenden Ventralganglion genähert; das letzte besteht aus sehr hohen Zellen und ist etwas eingestülpt. Nach vorne ist jede Ectodermleiste dem Ventralganglion genähert; das letzte besteht aus sehr hohen Zellen (*Vg.*) und ist ebenfalls etwas eingestülpt. Von der Ectodermleiste ist jedes Ventralganglion durch wenige niedrige Zellen (*lc.*) gesondert, die zwischen beiden eine Grenze bilden und dieselben mit einander verbinden.

Bei dem Embryo, der sich in den Eihüllen krümmen kann und der nach einigen Stunden der Rotation anzuschlüpfen fertig ist, sind die vorigen Organe noch weiter entwickelt und einige neue angelegt. Der Embryo zeigt im optischen Längsschnitte (Fig. 33) mehrere Verdickungen und Einstülpungen. Der Darm (*D.*) ist, wie früher, birnenförmig. Die hinteren Mesodermmutterzellen haben mehrere — und diejenigen vorderen nur wenige Mesodermzellen abgetheilt. Die Kopfdrüse (*Kd.*) zeigt sich als eine umfangreiche Platte aus hohen Zellen. Die Kopfgrube (*Kg.*) stellt eine fächerartige, in der Spitze liegende Platte dar. Die unter derselben liegende Einstülpung (*K.*) ist diejenige des Rüssels. Die drei anderen Einstülpungen, die in der abgeplatteten Ventralseite liegen, entsprechen: die eine dem Ventralganglion (*Vg.*), die andere dem Anfange des Ventralstammes (*Vst.*) und die dritte ist der Blastoporus (*Bl.*). Dorsal vom Blastoporus im Hinterende des Körpers liegt eine deutliche Ectodermverdickung, die die Anlage des Rectums und der Analdrüsen darstellt (*rc.*). In der Dorsalseite des Embryo befindet sich eine andere neue Ectodermverdickung: das ist paarige Anlage des Dorsallängsstammes (*Dst.*). Auf Schnitten zeigt der Embryo folgende Einrichtung. Die Rüsselanlage bildet eine Einstülpung (Fig. 34 *R.*), die im Querschnitte ein Rohr darstellt; die Zellen sind in einer Reihe epithelial angeordnet und begrenzen eine ziemlich umfangreiche Höhle. Die Kopfdrüse (Fig. 34 *Kd.*) besteht aus schlanken prismatischen gepressten Zellen und bildet eine tiefe Einstülpung

(Fig. 35 *Kd.*), deren Oeffnung von rundlichen Zellen begrenzt ist. Der Darm (Fig. 37 *D.*) bietet nichts neues; seine Wand besteht aus einer Reihe der Zellen, die eine spaltenförmige Gastralhöhle begrenzen und im Bereiche des Blastoporus (*Bl.*) hoch und flaschenförmig sind. Die vorderen Mesodermmutterzellen haben einige Zellen abgetheilt, die einen einreihigen Mesodermstreifen bilden (Fig. 37 *Vms.*). Dieser besteht aus rundlichen Zellen, und einige von ihnen enthalten gute Spindeln. Die Anordnung der runden, die Spindeln enthaltenden Zellen weist darauf hin, wie der Mesodermstreifen sich bildet: Die Mesodermmutterzelle halbirt sich und so bilden sich die zwei ersten Zellen des Streifens; diese theilen die kleinen Zellen ab, die zwischen ihnen zu liegen kommen und die grossen runden Zellen von einander entfernen. So bildet sich ein einreihiger Mesodermstreifen, der in seinen beiden Ende je eine grosse runde Zelle enthält. Die Anlagen des Nervensystems sind deutlich ausgeprägt. Die Ventralganglien (Fig. 35 *Vg.*) stellen starke Ectodermverdickungen dar, die aus hohen flaschenförmigen Zellen bestehen; zwischen diesen fällt je eine rundliche, in der Theilung begriffene Zelle ins Auge, die sich karykoinetisch theilt und neue Zellen der Ganglionanlage liefert. Jede Ganglionanlage ist ziemlich eingestülpt und beide liegen in der Gegend des Oesophagus — etwas vor demselben —, der durch zwei grosse flaschenförmige repräsentirt ist (*Oes.*). Nach vorne sind die Anlagen der Ventralganglien schwächer (Fig. 34 *Vg.*) und mehr einander genähert. Zwischen ihnen liegt hier eine Gruppe hoher Zellen, welche die Anlage der Ventralcommissur darstellt. Etwas nach hinten sind die Ventrallängsstämme geschnitten. Diese sind im Anfange eingestülpt (Fig. 36 *Vst.*). Die Einstülpungen liegen gleich hinter dem Oesophagus resp. dem Munde und sind einander mehr genähert, als diejenigen der Ventralganglien. Dieselben sind schwächer als die Ventralganglieneinstülpungen und bestehen aus kleineren Zellen. Die Anlagen der Ventrallängsstämme repräsentiren zwei ventral liegende Ectodermleisten, die den Ventralganglien zunächst liegen, sind jedoch von ihnen durch wenige cubische Zellen getrennt. Die paarige Ectodermleiste ist im Vorderende höher und wird nach hinten immer niedriger. In der Region des Blastoporus (Fig. 37 *Vst.*) sind dieselben viel schwächer und von einander mehr entfernt. Zum Ende des Körpers sind die Ventralleisten stärker, und hinter dem Blastoporus schliesst sich jede mit

einer deutlichen Anschwellung (Fig. 38 und 39 *Vst.*). Die Dorsalganglien (Fig. 34 *Dg.*) stellen zwei symmetrische starke Ectodermverdickungen, die aus flaschenförmigen Zellen bestehen. Am Rande der Verdickung liegen einige runde Zellen, die sich karykinetisch vermehren und dem Ganglion neue Zellen liefern. Jede Ganglionanlage ist etwas eingestülpt. Etwas nach hinten sind die Dorsalganglienanlangen schwächer; in der Gegend der Kopfdrüseneinstülpung bestehen sie aus wenigen Zellen und liegen von einander sehr entfernt (Fig. 35 *Dg.*). Noch weiter nach hinten sind die Dorsalganglion nicht wahrnehmbar; als ihre Fortsetzungen erscheinen zwei Ectodermleisten, die zur Dorsallinie symmetrisch liegen und einander genähert sind (Fig. 36 *Dst.*). Jede Ectodermleiste besteht aus wenigen flaschenförmigen Zellen, zwischen denen runde Zellen ins Auge fallen; diese liegen in jeder Dorsalleiste ganz symmetrisch und theilen sich karyokinetisch. Noch weiter nach hinten sind die Dorsalleisten stark verdickt (Fig. 37 *Dst.*); dieselben liegen ganz dorsal und sind nur durch eine Zelle von einander getrennt. Noch weiter nach hinten sind die Dorsallängsleisten immer schwächer und zuletzt nicht mehr unterscheidbar. Also kann man bei dem Embryo das ventrale und das dorsale Nervensystem unterscheiden. Jedes ist nach demselben Plan gebaut. Das ventrale Nervensystem besteht aus zwei Ventralganglienanlagen, die sich mit den ventralen Längsstämmen durch wenige niedrige Ectodermzellen verbinden. Das dorsale Nervensystem besteht aus zwei Dorsalganglienanlagen, die mit den dorsalen Längsstämmen durch zwei schwächere Ectodermleisten verbunden sind.

Der bewimperte und schnell rotirende Embryo, der zum Ausschlüpfen fertig ist, zerreisst die Eihüllen und wird frei. Gewöhnlich platzt zuerst die Dottermembran und der Embryo bewegt sich einige Zeit in dem Chorion. Nach dem Zerreissen des letzteren ist der Embryo ganz frei und schwimmt nun schnell nach vorwärts und dreht sich dabei um seine Längsaxe. Derselbe ist länglich oval (Fig. 40), sein vorderes Ende ist breiter als das hintere und trägt einen Schopf langer, mit einander verwickelter Cilien. Ein solcher Embryo zeigt im optischen Längsschnitte weitere Entwicklung der inneren Organe. Der Darm (Fig. 41 *D.*) ist — wie früher — birnförmig. Die Mutterzellen des Körpermesoderms haben mehrere Zellen abgetheilt und die Mesodermstreifen

umhüllen beinahe den Darm. Die Kopfdrüse stellt eine ziemlich starke Einstülpung dar (*Kd.*). Die Kopfgrube ist auch eingestülpt und ihre fächerartig angeordneten Zellen sind mit langen Cilien bewimpert (*Kg.*). Der Rüssel (*R.*) bietet eine starke Einstülpung dar, die eine ziemlich geräumige Höhle hat. Diese Einstülpung ist von einigen Mesodermzellen bedeckt, zwischen denen zwei grosse runde Zellen ins Auge fallen. Die Ventralganglien (*Vg.*) sowie die Ventrallängsstämme (*Vst.*) bieten gut ausgeprägte Verdickungen dar, die etwas eingestülpt sind. Die Anlage des Rectums und der Analdrüsen (*rc.*) ist etwas eingestülpt und liegt terminal.

Auf den wirklichen Schnitten zeigt der eben ausgeschlüpfte Embryo den folgenden Bau. Der birnförmige Darm (Fig. 42 *D.*) ist grösser und die Gastralhöhle umfangreicher, als früher. Die Wand des Darmes besteht aus einer Reihe hoher, epithelial angeordneter Zellen, die auf ihren zur Gastralhöhle gewendeten Enden Cilien tragen. Das äussere Ende des Darmes ist röhrenförmig verlängert (Fig. 43 *Bd.*) und öffnet sich mit dem Blastoporus (*Bl.*) nach aussen, der eine flache Einsenkung darstellt und von den typischen Ectodermzellen wallförmig umgeben ist. Die Mesodermstreifen des Körpers sind sehr ungleich entwickelt: der hintere oder dorsale (Fig. 42, 43 u. 44) bedeckt den Darm von hinten und dorsal, und erreicht die vordere Fläche desselben. Im Grunde hat derselbe (Fig. 42 u. 44) die Mesodermmutterzellen, die sich lebhaft vermehren und die zweite Reihe der Mesodermzellen im Streifen zur Bildung bringen. Der vordere oder ventrale Mesodermstreifen (Fig. 43 u. 44) ist schwächer entwickelt und besteht aus einigen Zellen, die die ventrale Fläche des Darmes nur theilweise bedecken. Der Rüssel (Fig. 43 *R.*) stellt eine starke Einstülpung dar, deren Wand aus hohen dicht beieinander stehenden Zellen besteht. Diese enthalten grosse Kerne und stehen zur deutlichen Rüsselhöhle radiär. Dorsal und ventral von der Rüsseleinstülpung liegt je eine grosse runde Zelle, die gute Spindeln enthält und kleine Zellen abtheilt. Diese sind linsenförmig und breiten sich auf der Dorsal- und Ventralseite der Rüsseleinstülpung aus, indem sie einen dorsalen und einen ventralen Mesodermstreifen des Rüssels bilden. Jeder Mesodermstreifen geht von der sich karyokinetisch vermehrenden grossen runden Zelle aus, die seine Mutterzelle ist. Die Kopf-

drüse (Fig. 43 *Kd.*) bildet nun eine tiefe und umfangreiche Einstülpung, deren gutausgesprochene Höhle von grossen, einreihig stehenden, flaschenförmigen Zellen begrenzt ist. Die Kopfgrube (Fig. 43 u. 44 *Kg.*) ist eingestülpt und besteht aus flaschenförmigen Zellen, die eine kleine birnenförmige Höhle begrenzen. Die äusseren Enden der Zellen tragen lange Cilien, die einen ziemlich starken Schopf bilden. Die Ventral- sowohl als auch die Dorsalganglien (Fig. 44 *Vg.*, *Dg.*) stellen starke Ectodermverdickungen dar, die aus einer Reihe langer, flaschenförmiger Zellen bestehen. Die Anlage des Rectums und der Rectaldrüsen (Fig. 43 *rc.*) besteht aus flaschenförmigen Zellen, die fächerartig angeordnet sind; ihre äusseren Enden sind zusammen vereinigt und ragen zwischen den Ectodermzellen hinaus, die dieselben wallförmig umlagern. Die central liegenden Zellen sind etwas eingestülpt und so bildet sich eine winzige Höhle.

Bei einem etwas älteren Embryo zeigen die weiter entwickelten Organe einige neue Veränderungen. Der birnförmige Darm (Fig. 45 u. 46 *D.*) krümmt sich nach vorne und erreicht die Rüsseleinstülpung. Die Zellen der Darmwand theilen sich quer und die abgetrennten Zellen kommen in die Gastralhöhle zu liegen und füllen dieselben aus. Nur die obere Abtheilung des Darmes ist mit Zellen ausgefüllt; der untere röhrenförmige Abschnitt desselben *(Bd.)* behält seine frühere Höhle, und seine Wand besteht aus einer Reihe Zellen. Die Mesodermstreifen des Körpers sind ziemlich vorgeschritten. Der hintere oder dorsale hat sich schon in das splanchenische und das somatische Blatt differenzirt und seine spaltförmige Höhle ist klar ausgesprochen. Das splanchnische Blatt liegt dem Darm an. Der vordere oder ventrale Mesodermstreifen, der von der Mutterzelle ausgeht (Fig. 47. *Vms.*), besteht nun aus einer Schicht kleiner rundlicher oder ovaler Zellen, die in der Mitte doppelreihig ist. Der ventrale Mesodermstreifen verbreitet sich auf der vorderen Fläche des Entodermdarmes, um dem gegenüber wachsenden Dorsalmesodermstreifen zu begegnen. Die Kopfdrüse (Fig. 45 *Kd.*) stellt eine aus flaschenförmigen Zellen bestehende Einstülpung dar, und ihre Oeffnung ist von runden Zellen begrenzt, die Spindeln enthalten. Die Zellen der Einstülpung vermehren sich auch und liefern neue Zellen zur Vergrösserung der Drüse. Die Kopfgrube (Fig. 47 *Kg.*) besteht — wie im vorgehenden Stadium —

aus deutlichen flaschenförmigen Zellen, die einen Wimperschopf tragen. Der Rüssel (Fig. 45 *R.*) stellt eine stärkere Einstülpung dar; seine Dorsalwand besteht aus mehreren Zellen, die zwischeneinander eindringen und gepresst sind. Die Ventralwand besteht dagegen nur aus wenigen Zellen, die — wie früher — flaschenförmig sind und locker beieinander stehen. Die Mutterzellen des Rüsselmesoderms profiliferiren immer noch schwach. Die Mutterzellen liegen gewöhnlich im Umschlagrande und theilen die kleinen Mesodermzellen ab (Fig. 45 *R.*). Die Rüsseleinstülpung aber kann so stark sein, dass die Mesodermmutterzellen in der Wand der Rüsseleinstülpung zu liegen kommen (Fig. 48 *R.*, *Dz.*, *Vz.*) und sich hier befindend, die kleinen Mesodermzellen nach hinten abtheilen. Diese sind nicht zahlreich, und die Mesodermstreifen des Rüssels in der Entstehung begriffen. Der Oesophagus ist gut gebildet. Die denselben bildenden Zellen (Fig. 48 *Oes.*) haben sich vermehrt, aber sie behalten noch immer den vorigen Charakter: sind gross und flaschenförmig. Der Oesophagus stellt nun ein schlankes Säckchen dar, das in die Segmentationshöhle hineinragt und durch eine kleine Mundöffnung nach aussen communicirt. Die Ventralganglien stellen nun die präcisen Einstülpungen (Fig. 48[1] *Vg.*) dar. Die Wand der Einstülpung besteht aus flaschenförmigen Zellen, die eine kanalartige Höhle begrenzen und sich von den anderen Zellen deutlich unterscheiden: sie sind blass und ihr grosser, schwach sich färbender Kern enthält zwei grobe Chromosomen. Die Ventrallängsstämme stellen eine paarige aus hohen Zellen bestehende Ectodermleiste dar (Fig. 46 *Vst.*); die cylindrischen Zellen werden nach hinten immer niedriger und gehen zuletzt in die cubischen Ectodermzellen über. Die Dorsalganglien bestehen aus flaschenförmigen Zellen, deren verjüngte Enden zwischen den charakteristischen Ectodermzellen eingepresst sind (Fig. 48 *Dg.*). Die Ectodermzellen, die hinter dem Ganglion liegen, theilen sich, indem sie schöne Spindeln zeigen, und liefern weitere Elemente zur Vergrösserung des Ganglions und des Dorsallängsstammes. Dieser letzte (*Dst.*) bildet nun eine deutliche Ectodermleiste, die aus hohen, dicht bei einander stehenden Zellen besteht. Zwischen dem Längsstamm und dem Ganglion liegen einige typische Ectodermzellen, die sich theilen. Die abgetheilten Zellen lagern sich zwischen dem Längsstamme und dem Ganglion und nähern diese beide einander immer mehr. Das Ectoderm

zeigt in diesem Stadium weitere histologische Differenzirung. Die charakteristischen Ectodermzellen theilen von sich einige Zellen ab, die flaschenförmig sind und mit ihren Mutterzellen in einer Reihe stehen. Diese Zellen vermehren sich, indem sie eine runde Gestalt annehmen und sich karyokinetisch theilen (Fig. 47). So bilden sich Gruppen flaschenförmiger Zellen, die zwischen den charakteristischen Ectodermzellen angeordnet sind und mit diesen alterniren. Die charakteristischen Ectodermzellen scheiden einen cuticularen Saum aus, der von diesen Zellen durch einen klaren Streifen abgesondert ist.

Der Embryo, der nur etwas älter ist, zeigt die soeben beschriebene Entwicklungsperiode mehr deutlich. Die Entodermzellen (Fig. 49 *D.*) theilen sich quer und die abgetheilten Zellen richten sich in die Gastralhöhle des Darmes. Der letzte ist birnförmig und nach vorne verlängert. Sein röhrenförmiger Abschnitt (*Bd.*) ist deutlicher geworden. Die Mesodermstreifen sind gut ausgebildet: jeder besteht aus zwei Blättern und hat im Grunde je eine Mutterzelle, die sich karyokinetisch halbirt. Der dorsale Mesodermstreifen ist mehr entwickelt, als der ventrale. Bemerkungswerthe Verhältnisse zeigt nun das ventrale Nervensystem. Die Einstülpungen der Ventralganglienanlagen sind jetzt geschlossen und zwischen den Ectodermzellen eingeklemmt; dieselben enthalten eine spaltenförmige Höhle und ihnen entspricht eine flache Einsenkung von aussen. An das Ventralganglion ist der Längsstamm angelehnt (*Vst.*), der im Anfange etwas eingestülpt erscheint und hier aus hohen cylindrischen Zellen besteht, die nach hinten immer schwächer sind und in die typischen Ectodermzellen übergehen. Hinter dem Blastoporus bildet jeder Längsstamm eine Anschwellung. Das Ectoderm proliferirt nun stark und einige von den abgekeilten Zellen emigriren in die Segmentationshöhle. Diese sind amöboid und sporadisch zerstreut.

Der Embryo, drei Stunden nach dem Ausschlüpfen, zeigt weitere Fortschritte in der Entwicklung. Der Darm (Fig. 50 *D.*) stellt eine compacte birnenförmige Masse der Entodermzellen dar, und diese theilen sich noch immer quer. Die Gastralhöhle ist stark verkümmert und von derselben bleiben nur einige spaltförmige Lücken. Die oberflächliche Schicht der Entoderm- oder Darmmasse, welche die vorige Gastralhöhle begrenzte, behält eine epitheliale Anordnung der Zellen. Die inneren Zellen der Ento-

dermmasse zeigen auch eine reihenartige Anordnung, die jedoch ziemlich verwickelt ist. Die Mesodermstreifen sind weiter entwickelt. Der hintere oder dorsale geht von der sich karyokinetisch immer noch theilenden Mutterzelle aus und reicht bis an die Rüsseleinstülpung, indem derselbe den compacten Darm dorsal bedeckt. Derselbe besteht aus zwei deutlichen Blättern, die sich stellenweise berühren. Die Höhle ist hier unterdrückt. Das Zusammenfallen der beiden Blätter ist ganz mechanisch und erklärt sich aus den Lageverhältnissen des Streifens zu den benachbarten Organen; das splanchnische Blatt erleidet einen Druck von dem anschwellenden Darme und das somatische ebenso von der Kopfdrüse und dem proliferirenden Ectoderm. Das letzte theilt mehrere Zellen ab, die in der Mehrzahl in situ stehen bleiben. Es senken sich einige von ihnen tiefer und üben einen Druck auf das somatische Blatt aus. Der vordere oder ventrale Mesodermstreifen, der von seiner, sich karyokinetisch halbirenden Mutterzelle ausgeht, ist viel kürzer, als der dorsale und schwächer entwickelt. Die Kopfdrüse (*Kd.*) bildet eine starke Einstülpung, die sich schräg nach hinten richtet. Ihre Wand besteht aus flaschenförmigen und runden Zellen; einige von ihnen wandeln sich in die drüsigen Zellen um: sie sind aufgeblasen, ihr Plasma ist blass und ihr kleiner Kern färbt sich sehr intensiv. Solche drüsigen Zellen liegen hauptsächlich in der Dorsalwand der Kopfdrüse. Die Kopfgrube (*Kg.*) besteht — wie früher — aus deutlichen flaschenförmigen Zellen, die nur vacuolisirt sind; sie tragen einen starken Wimperschopf. Die Rüsseleinstülpung (*R.*) ist jetzt stark und parallel der Ventralseite verlängert. Die ventrale und die dorsale Wand der Einstülpung unterscheiden sich noch mehr, als früher (Fig. 45). Die Dorsalseite besteht aus cylindrischen Zellen, die zur Rüsselhöhle senkrecht und dicht beieinander stehen. Zwischen ihnen sind einige flaschenförmige Zellen regelmässig eingeklemmt, welche wahrscheinlich die künftigen einzelligen Drüsen des Rüssels bilden. Die Ventralwand der Rüsseleinstülpung besteht ebenfalls aus flaschenförmigen Zellen, die zur Rüsselhöhle radiär stehen. Dieselbe baucht sich etwas und diese kropfförmige Ausbauchung stellt die Anlage des secundären Stomodäum (*St.*), der mit dem abgeschnürten primären Stomodäum später communicirt. Das Mesoderm des Rüssels ist in der Ausbildung vorgeschritten; der dorsale Mesodermstreifen

besteht aus länglichovalen Zellen, welche eine einreihige Schicht bilden, die von den flaschenförmigen Zellen der Rüsseleinstülpung aufgehoben ist und dieselben bedeckt. Der ventrale liegt unter der Ausbauchung der Rüsseleinstülpung und zeigt zwei Blätter, die eine deutliche Höhle begrenzen. Das Nervensystem fängt an sich vom Ektoderm loszulösen. Die Ventralganglieneinstülpungen schnüren sich vom Ectoderm ab (Fig. 51 u. 53 *Vg.*) und bilden jede einen rundlichen Zellhaufen mit einem kleinen Lumen. Die Zellen vermehren sich, und das Lumen verkleinert sich gradatim. Die Ventrallängsstämme (*Vst.* Fig. 53) haben im Vorderende einige Zellen abgetheilt, die unter der Ectodermleiste liegen und mit dem Zellhaufen des Ganglions in inniger Verbindung stehen, indem sie dem Ganglion dicht anliegen. Etwas nach hinten ist die Ectodermleiste zweischichtig und hier immer schwächer. In der Gegend des Blastoporus besteht sie aus niedrigen Zellen und hinter demselben schliesst sie sich mit einer Ectodermanschwellung. Die Dorsalganglien (Fig. 51 *Dg.*) stellen zwei geschlossene Einstülpungen dar. Jede besteht aus zwei Zellreihen, die durch eine winzige Spalte von einander getrennt sind und jeder entspricht von aussen eine flache Einsenkung. Die Dorsallängsstämme (Fig. 52 *Dst.*) sind vom Ectoderm losgelöst, einander genähert und jeder besteht aus einer Reihe cubischer Zellen. Was die Histologie der Keimblätter betrifft, so behalten das Ento- sowie das Mesoderm ihren vorigen histologischen Charakter; das Ectoderm ist dagegen weiter histologisch differenzirt. Die charakteristischen Ectodermzellen haben mehrere flaschenförmigen Zellen abgetheilt, die in situ liegen bleiben und Gruppen bilden. In der Dorsalseite des Vorderendes kann man zweierlei Art Zellen unterscheiden: die einen sind kelchförmig (Fig. 53 *Sz.*), liegen vereinzelt und enthalten einen grossen runden Kern, der sich stark färbt. Der äussere Rand der Zelle zeigt keine Cuticula und ist mit Cilien bewimpert; nach innen verlängert sich eine solche Zelle in einen dünnen Fortsatz, der einer bipolaren Mesodermzelle anliegt. Die keilförmigen Zellen sind wahrscheinlich die sensibelen Zellen und bilden in Verbindung mit den, sich in Fortsätze ausziehenden Mesodermzellen einen primitiven Neuromuskelapparat. Die anderen Zellen sind cylindrisch (*tz.*), liegen gruppenweise zusammen und bilden kleine Feldchen. Ihr Plasma ist blass und ihr Kern färbt sich schwach.

Jede Zelle ist bewimpert und trägt eine glashelle Borste. Diese Zellen sind wahrscheinlich die Tastzellen.

Bei dem Embryo, 14 Stunden nach dem Ausschlüpfen, vermehren sich das Entro- und das Mesoderm sehr energisch und bilden die praevalirende Masse des Körpers. Die Mehrschichtigkeit des Entodermdarmes erreicht nun ihr Maximum. Der Darm ist birnförmig (Fig. 54, *D.*) und die Zahl der Entodermschichten vergrössert; die Entodermzellen sind in Reihen angeordnet, deren Zahl bis fünf beträgt. Die Zellen vermehren sich durch Quertheilung und solche Zellen befinden sich in der äusseren Schicht des Darmes. Die Gastralhöhle ist mit Zellen ausgefüllt und bleibt von derselben nur ein winziges Lumen, das mit dem Blastoporus durch die Lücken zwischen den Entodermzellen communicirt. Die Mesodermstreifen des Körpers sind nicht gleich entwickelt. Der dorsale besteht aus groben Zellen; diese befinden sich in lebhafter Vermehrung, indem sie vortreffliche Spindeln enthalten. Die Zellen sind zueinander gepresst und der Streifen hat ein compactes Aussehen. Die vorige gut ausgesprochene Höhle ist beengt und nur die zweireihige Anordnung der Zellen zeigt auf ihre Anwesenheit hin. Der ventrale Mesodermstreifen besteht aus linsenförmigen Zellen, besitzt eine spaltenförmige Höhle und richtet sich bis an die Rüsseleinstülpung. Diese letzte hat sich deutlicher differenzirt. Dieselbe bildet nun zwei Schenkel: der obere stellt den Rüssel und der untere das secundäre Stomodäum dar. Der Rüssel bildet ein schlankes Rohr, das nach hinten etwas dicker ist. Seine Wand besteht aus cubischen Zellen, die in einer Reihe stehen und eine kleine spaltenförmige Rüsselhöhle begrenzen. Die Rüsselöffnung liegt nahe der Kopfgrube und ist von derselben nur durch einige Ectodermzellen abgetrennt. Das secundäre Stomodäum (*St.*) ist ziemlich in Ausbildung vorgeschritten; die früher schwache Ausbauchung der Rüsseleinstülpung erscheint nun wie ein starker Kropf. Ihre Wand behält ihren früheren histologischen Zustand; dieselbe besteht aus flaschenförmigen Zellen und begrenzt eine deutliche Höhle. Der Rüssel und das secundäre Stomodäum öffnen sich in den kleinen vordersten Abschnitt der Rüsseleinstülpung, der ein kleines Rhynchodäum (*Rd.*) bildet. Der Oesophagus resp. das primäre Stomodäum (*Oes.*) stellt ein kurzes Rohr dar, das aus cubischen Zellen besteht und eine winzige spaltförmige Höhle zeigt. Derselbe

richtet sich nach innen zwischen dem secundären Stomodäum und dem Darm, von welchem derselbe nur durch die mesodermalen Schichten getrennt ist.

Der Embryo, 28 Stunden nach dem Ausschlüpfen, ist in der Entwicklung weiter vorgeschritten. Der Blastoporus (Fig. 55 *Bl.*) ist vom Hinterende etwas nach vorne verschoben und stellt eine kleine Oeffnung dar, die in den röhrenförmigen Abschnitt des Darmes führt. Der Abschnitt (*Bd.*) ist dünn und kurz und geht in den aufgeblasenen Darm plötzlich über. Der letzte (*D.*) ist mehrschichtig und die Gastralhöhle ist mit Entodermzellen ausgefüllt, aber diese bilden nun keine kompacte Masse: zwischen denselben findet sich eine kleine Gastralhöhle, die mit der Höhle des primären Stomodäum (*Oes.*) und mit derjenigen des röhrenförmigen Darmabschnittes (*Bd.*) communicirt. Die die Gastralhöhle ausfüllenden Zellen liegen unregelmässig und ihre vorige Anordnung in Reihen ist verwischt: nur stehen die oberflächlichen Zellen in einer Reihe und bilden eine gute epitheliale Wand des Darmes. Der letzte communicirt nun mit dem Oesophagus resp. dem primären Stomodäum, das ein verlängertes Röhrchen darstellt (*Oes.*). Die Hinterwand des Darmes bildet eine schwache Aussackung (*d.*), die gegenüber der Rectumanlage liegt und sich mit derselben später verlöthet. Das Körpermesoderm ist mehr differenzirt: das splanchnische Blatt liegt dem Darm an, das somatische bekleidet das Ectoderm. Die Mesodermzellen sind viel kleiner und linsenförmig, ihre ovalen Kerne färben sich stark. Die Kopfdrüse (*Kd.*) ist stark vertieft und erreicht den Rüssel (Fig. 55 *Kd.* u. 56). Sie bedeckt seine Dorsalseite und fällt beiderseits desselben faltenartig herab (Fig. 56 *Kd.*). Die Kopfdrüse stellt nun einen birnförmigen, ziemlich umfangreichen Sack dar, der dem Rüssel dicht anliegt. Die Wand der Drüse besteht aus rundlichen Zellen, die blass sind und einen stark gefärbten Kern enthalten. In der hinteren Hälfte ist die Drüse mehrschichtig und die Zellen liegen hier unregelmässig und vermischt (Fig. 57 *Kd.*). Die Kopfgrube (Fig. 55 *Kg.*) besteht aus grossen und kleinen flaschenförmigen Zellen, deren Plasma blass und vacuolisirt ist. Die Zellen sind verschiedener Grösse, bewimpert und begrenzen eine kleine Höhle. Die Kopfgrube ist etwas verkümmert. Die Rüsseleinstülpung ist noch deutlicher differenzirt. Das Rhynchodäum (*Rd.*) ist umfangreicher und in der Tiefe desselben öffnet sich der Rüssel (*R.*)

sowie das secundäre Stomodäum (*St.*). Das letzte stellt ein kurzes Röhrchen dar, welches an das primäre Stomodäum resp. den Oesophagus (*Oes.*) stösst. Die Rüsselöffnung, die im vorigen Stadium (Fig. 54) mehr oberflächlich lag, hat sich, mit der Einstülpung des Rhynchodäums, vertieft und von der Kopfgrube entfernt. Die Zellen der Rectumanlage (Fig 55 *rc.*) sind vermehrt und bilden eine aus flaschenförmigen gepressten Zellen bestehende Platte, die etwas eingestülpt ist. Ihr entspricht von aussen eine flache Einsenkung (*a.*), die von den charakteristischen Ectodermzellen umgeben wird. Das Ectoderm zeigt weitere histologische Differenzirung: die abgetheilten Zellen bilden eine Grundschicht, in welche die charakteristischen Ectodermzellen mit ihren Fortsätzen versunken sind. Die Zellen der Grundschicht sind klein und enthalten einen grossen runden Kern; die Kerne stehen dicht beieinander und bilden eine ins Auge fallende Reihe (*gr.*). Die charakteristischen Ectodermzellen liegen oberflächlich und bilden eine continuirliche äussere Deckschicht, die den Körper bekleidet; sie sind echte Deckzellen des Ectoderm. Das Nervensystem ist weiter entwickelt und fängt an sich histologisch zu differenziren. Jedes Ventralganglion stellt im Querschnitte (Fig. 56 u. 57 *Vg.*) eine compacte Lage kleiner cubischer Zellen dar, die einen grossen runden Kern enthalten und in bogenartigen Reihen angeordnet sind. Die bogenartige Anordnung der Ganglienzellen entspricht der vorigen Einstülpung der Ganglienanlage. Nach vorne stehen die Ventralganglien mit dem Ectoderm in Verbindung, nach hinten sind sie von demselben losgelöst und durch die Ventralcommissur (*vc.*) mit einander verbunden. Das Ganglion besteht aus einer inneren hellen Substanz und aus Zellen, die jene Substanz umhüllen. Die letzte liegt nicht axial, aber dem medialen Rande des Ganglions genähert, wodurch die innere Schicht der Ganglienzellen dünn und die äussere mächtig ist. Die Dorsalganglien (Fig. 56 u. 57 *Dg.*) repräsentiren zwei dorsalliegende compacte Zellhaufen. Die Ganglien stehen mit dem Ectoderm in Zusammenhang und jedes besteht aus kleinen Zellen, die bogenartig angeordnet sind, wie es bei den Ventralganglien stattfindet. Die Dorsalganglien liegen von den Ventralganglien scharf abgesondert und stellen selbständige, von den Ventralganglien unabhängige Bildungen dar. In der Region des Mundes stülpt sich das laterale Ectoderm ein und so bilden sich zwei symmetrische Ectoderm-

einstülpungen (Fig. 57 *es.*), die auf jeder Seite zwischen dem dorsalen und dem ventralen Ganglion liegen und diese voneinander trennen. Diese zwei Ectodermeinstülpungen bilden die Anlagen der Cerebralorgane. Die Wand der Einstülpungen besteht aus einer Reihe cubischer Zellen, die auf dem Boden etwas höher sind.

Der Embryo, der 36 Stunden alt ist, hat eine verlängerte und schlanke Gestalt und zeigt weitere Entwicklung der Organe. Der Entodermdarm (Fig. 58 *D.*) bleibt mehrschichtig; die oberflächlichen Zellen behalten ihre frühere epitheliale Anordnung, die inneren begrenzen eine deutliche spaltförmige Gastralhöhle, die in die Höhle des Oesophagus resp. des primären Stomodäum und in diejenige des röhrenförmigen Darmabschnittes übergeht. Der Oesophagus resp. das primäre Stomodäum (*Oes.*) ist sehr verlängert und stellt ein dünnes schlankes Röhrchen dar, dessen Mündung in den Entodermdarm wulstförmig erscheint. Der röhrenförmige Darmabschnitt (*Bd.*) ist auch ziemlich verlängert und öffnet sich durch den Blastoporus, der noch weiter nach vorne gerückt ist (*Bl.*). Die früher schwache Aussackung des Darmes ist nun sehr deutlich (*d.*). Das Rectum (*rc.*) ist weiter entwickelt und bildet nun eine ziemlich geräumige Einstülpung, deren Wand aus einer Reihe cubischer Zellen besteht. Die Analöffnung ist terminal (*a.*) und von einigen flaschenförmigen Zellen umgeben, welche die einzelligen Analdrüsen zur Ausbildung bringen werden. Der Rüssel (*R.*) ist vergrössert und stellt ein dickes Rohr dar; derselbe enthält eine geräumige Höhle und richtet sich zur Dorsalseite des Körpers. Das Mesoderm des Rüssels besteht aus zwei Zellreihen, die jedoch inmitten der benachbarten Zellen nicht ganz deutlich unterscheidbar sind. Das Mesoderm des Körpers ist histologisch noch mehr differenzirt: Die Zellen sind kleiner, als früher und mehr linsenförmig. Beide Blätter des dorsalen Mesoderms sind mächtig und liegen dicht bei einander. Die gedrückte Höhle tritt deutlich im Hinterende auf. Das ventrale Mesoderm zeigt die Höhle deutlich; sein splanchnisches Blatt liegt dem Darm an, und das somatische bekleidet das Ectoderm und das Nervensystem, das von dem letzten nun abgelöst ist. Das secundäre Stomodäum bildet ein gut ausgeprägtes Säckchen (*St.*), das sich zum primären Stomodäum resp. dem Oesophagus (*Oes.*) entwickelt. Die Kopfgrube (*Kg.*) ist deutlich

verkümmert: die Zellen und die Höhle sind viel kleiner als früher; dieselbe atrophirt und die Atrophie erweist sich immer schärfer.

Die Embryonen, welche 2 Tage alt sind, besitzen ein Paar Augenflecke und kriechen auf dem Boden des Gefässes. Sind sie beunruhigt, so fangen sie an zu schwimmen, indem sie zur Oberfläche aufsteigen. Ein solcher Embryo zeigt auf Schnitten neue Veränderungen. Der Entodermdarm (Fig. 59 *D.*) besteht aus den vacuolisirten Zellen, deren Grenzen nicht deutlich sind. Der Darm hat seine vorige Mehrschichtigkeit ziemlich verloren und enthält eine deutliche Gastralhöhle, die durch den röhrenförmigen Abschnitt des Darmes (*Bd.*) mit dem Blastoporus communicirt (*Bl.*). Die Aussackung des Darmes (*d.*) ist vergrössert und verlängert sich in der Richtung zur Rectumeinstülpung (*rc.*), die eine kleine Höhle enthält. Die Aussackung und die Rectumeinstülpung sind durch das dorsale Mesoderm von einander getrennt. Das primäre Stomodäum hat sich in zwei Theile zerschnürt: der distale (innere) communicirt nun mit dem secundären Stomodäum, der proximale Theil bleibt als ein kleines blindes Säckchen, das mit Cilien bewimpert ist und wahrscheinlich als ein Sinnesorgan unbekannter Natur functionirt. Ueber dasselbe öffnet sich das Rhynchodäum (*Rd.*), das vergrössert und von der Kopfdrüse etwas gedrückt ist. Diese letzte stellt eine starke Einstülpung dar, und öffnet sich mit einer ziemlich grossen Oeffnung. Diese führt zuerst in ein kurzes Kanälchen und darauf in die Höhle der Drüse selbst. Die Zellen der Drüse sind aufgeblasen; die inneren stehen locker bei einander und mehrere sind in die Höhle eingewandert. Die Kopfgrube (*Kg.*) ist sehr verkleinert; man muss nach derselben aufmerksam suchen, um sie nicht zu vermissen, Die dieselbe begrenzenden Zellen sind klein und halbkreisförmig angeordnet. Der Rüssel (*R.*) stellt ein schlankes Röhrchen dar, das bis in die zweite Hälfte des Körpers reicht. Die Wand des Röhrchens besteht aus einreihigem Cylinderepithel und begrenzt eine röhrenförmige Höhle. Das Rüsselröhrchen öffnet sich in das Rhynchodäum mit einer kleinen Oeffnung. Das Mesoderm des Rüssels zeigt zwei Mesodermsäcke: einen dorsalen und einen anderen, ventralen. Jeder von ihnen besteht aus zwei Blättern: das innere, dem Rüsselröhrchen anliegende, besteht aus cubischen, und das äussere aus linsenförmigen Zellen. Bei dem Hinterende

des Rüsselröhrchens stehen beide Säcke gegenüber und bedecken das Hinterende des Rüssels nicht.

Das Nervensystem ist histologisch weiter differenzirt: sein Inneres besteht aus der Punktsubstanz, die von den Ganglienzellen umhüllt ist. Die Punktsubstanz zeigt drei Ausgangspunkte: ein Paar von diesen entspricht den Dorsalganglien, ein anderes den ventralen und das dritte Paar der Punktflecke gehört den Ventrallängsstämmen.

Der Embryo, der ungefähr 4 Tage alt ist, ist verlängert (Fig. 60); sein Vorderende ist schmäler als das hintere und hat eine flache Einsenkung, aus deren Grunde ein verkümmerter Wimperschopf vorragt. Der Embryo ist dicht bewimpert und hat vier Augenflecke, die paarweise und trapezartig angelagert sind. Der Blastoporus (*Bl.*) ist noch weiter nach vorne verrückt und stellt eine winzige Oeffnung dar, die in den röhrenförmigen Abschnitt (*Bd.*) des Darmes führt. Der Entodermdarm (*D.*) ist birnenförmig und seine hintere Aussackung (*d.*) stark und richtet sich nach hinten. Der vordere Abschnitt des Darmes ist von dem Rüssel bedeckt und verborgen. Das Entoderm ist stark vacuolisirt, enthält Dotterkügelchen und sieht dunkel aus.

Der Embryo, der nur etwas älter (4 Tage) ist, hat dieselbe Gestalt, zeigt aber sehr wichtige und bemerkenswerthe Veränderungen. Der winzige Blastoporus verschliesst sich nun, und der vom Ectoderm abgeschnürte, röhrenförmige Abschnitt des Entodermdarmes richtet sich nach vorne. Von nun an stellt derselbe den sogenannten Blinddarm dar (Fig. 61 *Bd.*). Der Darm (*D.*) ist sackförmig und enthält eine spaltförmige Höhle. Die Entodermzellen sind stark vacuolisirt, die Grenzen zwischen denselben nicht ganz klar unterscheidbar und die Kerne liegen auf verschiedener Höhe. Nach hinten geht der Entodermdarm in das Rectum über, das ein kurzes, mit kleinem Lumen versehenes Röhrchen darstellt und nun mit der vorigen Aussackung des Darmes communicirt. Nach aussen öffnet sich das Rectum zwischen den einzelligen Analdrüsen, die in der terminalen Einsenkung liegen und ein kleines drüsiges Feldchen bilden. Nach vorne geht der Entodermdarm in den secundären Oesophagus über (*Oes.*[1]), der ein ziemlich langes dickwandiges Rohr darstellt, das sich in das Rhynchodäum öffnet. Ventral von dem sekundären Oesophagus und gerade unter demselben liegt der Blind-

darm (*Bd.*), der einen verlängerten entodermalen Fortsatz resp. den abgeschnürten Darmabschnitt darstellt, dessen spaltenförmige Höhle eine Abtheilung der Gastralhöhle bildet. Die Kopfdrüse (*Kd.*) ist nun umfangreich; dieselbe füllt das vordere Körperende aus und drückt etwas das Rhynchodäum. Die Drüse sieht schwammartig aus und ihre blassen Zellen füllen die Höhle immer stärker aus; von dieser bleiben nur einige rundliche Lücken zwischen den Zellen und ein kleiner Rest, der sich durch das Canälchen nach aussen öffnet. Die Kopfdrüse ist vom somatischen Mesodermblatte des Körpers bekleidet.

Die Kopfgrube (*Kg.*) ist noch mehr verkümmert; dieselbe ist durchaus verkleinert und besteht aus wenigen kleinen cylindrischen Zellen, die eine kleine Höhle begrenzen. Die äussere Oeffnung der Kopfgrube ist mit den typischen Deckzellen des Ectoderms umgeben.

Der Rüssel (*R.*) ist mehr verlängert und reicht bis in das hintere Drittel des Körpers. Derselbe stellt ein schlankes Röhrchen dar, dessen Wand aus einer Reihe cylindrischer Zellen besteht und eine gutausgesprochene Rüsselhöhle begrenzt. Das Mesoderm des Rüssels besteht — wie früher — aus zwei Mesodermsäcken, die nahe dem Hinterende des Rüssels von einander getrennt bleiben. Der Rüssel ist hier nicht bedeckt. Zwischen der dorsalen und der ventralen Commissur öffnet sich der Rüssel in das Rynchodäum (*Rd.*), das eine dreieckartige Gestalt hat und sich ventral unter der Kopfgrube nach aussen öffnet.

Der Rest des primären Stomodäums ist nun verschwunden, und nur das hier verdickte Ectoderm erinnert an die vorige Existenz desselben in dieser Stelle.

Das Ectoderm ist histologisch völlig differenzirt: man kann die Grundschicht und das äussere Epithel deutlich unterscheiden. Die erste besteht aus einförmigen kleinen Zellen und ist vom somatischen Blatte des Körpermesoderms belegt. Das äussere Epithel besteht aus becherförmigen Zellen, die mit ihren inneren Enden in der Grundschicht eingesunken sind. Die zwischen ihnen liegenden ovalen Zwischenräume sind mit den grossen rundlichen Drüsenzellen ausgefüllt.

Die Embryonen, die 5 Tage alt sind, kriechen auf dem Boden des Gefässes und sind etwas kommaförmig gekrümmt. Bei einem solchen Embryo ist die Kopfdrüse (Fig. 62 *Kd.*) stark

entwickelt, öffnet sich nach aussen mit einer ziemlich grossen runden Oeffnung und ist vom Nervensystem umgeben. Das letzte (*Vg.*, *Vst.*) zeigt die Punktsubstanz und die Ganglienzellen. Der definitive Oesophagus (*Oes.*) stellt ein schlankes Rohr dar, das nach vorne unter die Ventralcommissur verläuft und sich in das Rhynchodäum öffnet. Auf den Längs- und Querschnitten zeigt der Embryo in diesem Stadium den folgenden Bau: Die Kopfdrüse ist umfangreich (Fig. 63 u. 65 *Kd.*), sie erfüllt das vordere Viertel des Körpers und drückt den Rüssel (*R.*) zur Ventralseite, indem sie selbst lateral von den Ventral- und Dorsalganglinien gepresst wird (Fig. 65 *Kd.*). Die Zellen der Drüsen sind gross und wie aufgeblasen; ihre Kerne färben sich gut, aber das Zellplasma ist ganz blass, und die Kopfdrüse sieht glashell aus und stellt eine acinöse Masse dar, die eine kleine birnförmige Höhle umhüllt. Die Wand der Höhle zeigt noch die epitheliale Anordnung der Zellen, die in der Richtung zur Oeffnung sich immer schärfer ausdrückt. Diese letzte ist ziemlich gross und von dem einreihigen Cylinderepithel gut conturirt (Fig. 64 *Kdo.*)

Der Rüssel ist noch mehr verlängert (Fig. 63 *R.*). Seine vordere Hälfte ist von der Kopfdrüse zur Ventralseite steil verrückt und die Wände sind aneinander gedrückt. Der gedrückte Rüssel mündet in das Rhynchodäum plötzlich ein, und die Grenze zwischen beiden ist scharf. Das blasenförmige Rhynchodäum (Fig. 63 u. 65 *Rd.*) besitzt eine räumliche Höhle; seine Wand besteht aus verlängerten linsenförmigen Zellen und ist von den kleinen Mesodermzellen sparsam bekleidet. Die Wand des Rhynchodäums ist elastisch, da sie dem Drucke von Seite der Kopfdrüse widersteht und sich in die Kopfdrüse etwas ausbaucht. Nach aussen öffnet sich das Rhynchodäum durch ein feines verlängertes Canälchen, gerade unter der stark reducirten Kopfgrube. Der Darm besitzt eine spaltförmige Höhle (Fig. 63 *D.*), die auf den Querschnitten als ein rundliches Lumen erscheint (Fig. 68 u. 69 *D.*). Die Entodermzellen sind stark vacuolisirt und die Grenzen zwischen ihnen sind nicht überall klar zu unterscheiden. Einige von ihnen sind mit dem Dotter beladen, der ziemlich grosse Kugeln darstellt. Die Kerne sind nicht regelmässig angeordnet, jedoch ist der epitheliale Charakter der Darmwand mehr oder weniger deutlich ausgesprochen. Nach vorne geht der Entodermdarm in den definitiven Oesophagus über, der

ein geradliniges verlängertes Rohr darstellt (Fig. 63 u. 67 *Oes.*[1]). Dieses verschmälert sich im Verlaufe zum Rhynchodäum und öffnet sich in das letzte, ventral von der Rüsselöffnung. Unter dem Oesophagus und medial liegt der Blinddarm (Fig. 63 u. 67 *Bd.*), der sich nach vorne ziemlich verlängert und eine spaltenförmige Höhle enthält. Die Wand des Blinddarmes besteht aus den vacuolisirten Zellen, die mit den Zellen des Entodermdarmes ganz identisch sind. Nach hinten geht der letzte in das Rectum über (Fig. 63 *rc.*), das ein schlankes kurzes Röhrchen darstellt und terminalventral nach aussen communicirt (*a.*)

Der Darmtractus ist mit dem splanchnischen Blatte des Körpermesoderms bekleidet, das aus kleinen linsenförmigen Zellen besteht. Das somatische Blatt besteht auch aus den linsenförmigen Zellen und liegt dem Ectoderm dicht an. Zwischen beiden Blättern liegt eine spaltförmige Höhle, welche die definitive Leibeshöhle darstellt.

Die Mesodermsäcke des Rüssels sind weiter als der Rüssel nach hinten ausgewachsen. Hinter diesem letzteren treffen sie aufeinander und die entsprechenden Blätter verwachsen miteinander. Das innere, zur Rüsselröhre gewendete Blatt ist dicker und besteht aus cubischen Zellen; dasselbe liegt dem Rüsselrohr dicht an und bildet die oberflächliche Schicht des Rüssels. Das dünne, aus linsenförmigen Zellen bestehende äussere Blatt bildet die Rüsselscheide oder Rüsseltasche. Die circuläre Höhle, die zwischen den beiden Blättern sich befindet, stellt das Rhynchocölom dar. Dieses ist also der Entstehung nach paarig, da dasselbe aus zwei Höhlen der Mesodermsäcke des Rüssels entstanden ist.

Das Nervensystem ist weiter differenzirt. Die Ventral- und Dorsalganglien jeder Körperseite stossen aneinander (Fig. 65 u. 67 *Vg.*, *Dg.*) und verlöthen sich miteinander, aber die Grenze ist noch wahrnehmbar. Die Ventralganglien sind durch eine starke, ganz ausgebildete Ventralcommissur verbunden. Die Dorsalcommissur ist dagegen schwach entwickelt: Dieselbe stellt eine zweireihige, aus cubischen Zellen bestehende Platte dar (Fig. 66 *Dc.*), die zwischen beiden Ganglien brückenartig liegt und von denselben bogenartig gekrümmt wird. Die Platte ist die gemeinsame Anlage der Dorsalcommissur und des Dorsalnerven, der von derselben ausgeht, und die verdickte Mitte der Platte entspricht dem Ausgangspunkte des Dorsalnerven. Etwas nach

hinten erscheint der letzte als eine Ectodermverdickung (Fig. 67 u. 67[1] *dn.*) Diese besteht aus cubischen Zellen, die denjenigen der Grundschicht durchaus ähnlich sind und mit der letzten im Zusammenhang stehen. Die Verdickung baucht sich etwas aus und unterscheidet sich von den typischen Deckzellen sehr scharf. Die Anlage der Dorsalnerven setzt sich als ein medial liegender Strang weiter nach hinten fort, der immer schwächer wird. Der Strang ist kürzer als die Ventrallängsstämme und erstreckt sich in das hintere Viertel des Körpers nicht (Fig. 68.). Die Ventrallängsstämme (Fig. 67 *Vg.* + *Vst.*) sind an die Ventralganglien dicht angelehnt, aber die Punktsubstanz weist deutlich auf ihre gegenseitige Verschmelzung hin. Von hier verlaufen die Ventralstämme nach hinten streng lateral. Sie sind vom Ectoderm nur im hinteren Fünftel noch nicht abgesondert (Fig. 68 *Vst.*). Hier stellen sie starke Verdickungen des Ectoderms dar, die den Darm ziemlich drücken. Jede Verdickung ist schon histologisch differenzirt und zeigt die Punktsubstanz und die Ganglienzellen; aber dieselbe steht mit ihrer Basis in dem Zusammenhang mit dem Ectoderm. Noch weiter nach hinten sind die Längsstämme als einfache lateralliegende Ectodermverdickungen (Fig. 69 *Vst.*), die eine charakteristische faltenförmige Lagerung der Zellreihen zeigen und histologisch noch nicht differenzirt sind. Jede Verdickung vertieft sich, stülpt dabei das somatische und das splanchnische Blatt ein und bewirkt so eine tiefe Impression auf den Darm. Die Dorsalstämme sind mit den Dorsalganglien ganz verlöthet, viel kürzer als die ventralen.

Der Embryo, sieben Tage alt, hat eine schlanke wurmförmige Gestalt (Fig. 70). Sein Vorderende ist abgestumpft und trägt eine flache Einsenkung, die mit mehr langen Cilien bewimpert ist. Der Embryo hat drei Paare Augenflecke: zwei Paare derselben sind nahe dem Vorderende und zueinander angelagert, das dritte Paar liegt etwas nach hinten. Das hintere Ende des Körpers ist abgerundet und mit dem Entodermdarm ausgefüllt, dessen Zellen stark vacuolisirt sind und die grünlich pigmentirten Dotterkügelchen enthalten. Der Darm ist vom Rüssel theilweise bedeckt, der hier kolbenförmig ausgebreitet ist. Der bewimperte Embryo ist kommaförmig gekrümmt. Derselbe kriecht auf dem Boden des Gefässes, indem er sich in der Richtung der Krümmung umdreht.

Auf Schnitten zeigt der Embryo die Einrichtung, die ihn dem definitiven Zustand nähert. Das etwas verjüngte Vorderende trägt eine Einbuchtung (Fig. 71), die aus cylindrischen Zellen besteht. Auf dem Boden derselben liegt die Oeffnung, die in das Canälchen und darauf in die kleine Höhle der Kopfdrüse führt. Die letztere (*Kd.*) besteht aus wenigen Zellen, die sehr klein sind und lange feine Fortsätze ausschicken, welche mit einander anastomosiren und die rundlichen Lücken begrenzen. Die Kopfdrüse sieht schwammartig aus und ist vom feinen somatischen Blatte bekleidet. Der Rüssel ist stark verlängert, und er reicht bis an das Hinterende des Körpers (*R.*). Sein Hinterende ist kolbenförmig aufgeblasen und enthält hier eine breite Höhle, die nach vorne immer schmäler ist. Bei der Einmündung in das Rhynchodäum ragt der Rüssel in das letzte hinein und die Grenze zwischen beiden ist sehr scharf markirt. Die Wand des Rüssels besteht aus schönem einreihigem Cylinderepithel und ist von zwei mesodermalen Blättern umgeben, die eine circuläre Höhle resp. das Rhynchocölom einschliessen.

Das Nervensystem bildet die prävalirende Masse des Körpers. Die Ventralganglien, welche durch die starke Ventralcommissur miteinander verbunden sind (Fig. 72 *Vg.*), sind mit denjenigen dorsalen völlig verwachsen, und so bildet sich ein Neuralring, den die schwache Dorsalcommissur schliesst. Diese stellt — wie früher — eine zweireihige Platte dar, welche die beiden Dorsalganglien brückenartig verbindet. Diese rücken sich einander gegenüber und nähern sich immer mehr, indem die Dorsalcommissurplatte stärker gekrümmt wird. Unter derselben bildet sich die definitive Dorsalcommissur, die durch die gegenseitige Verschmelzung der Dorsalganglien entsteht. Ihre beiden Hälften zeigen sich in zwei schmalen Fortsätzen der Punktsubstanz (*Dc.*[1]), welche später aufeinander treffen und die definitive Dorsalcommissur bilden. Also bildet sich diese letztere durch Verschmelzung der Dorsalganglien, wie es bei der Entstehung der paarigen lateralen Commissur stattfindet, die ebenfalls durch Verschmelzung jedes ventralen Ganglions mit dem dorsalsn entsteht. Das Nervensystem hat sich vom Ectoderm losgelöst und stehen mit demselben nur die hintersten Enden der Ventrallängsstämme noch im Zusammenhange (Fig. 71 *Vst.*). Die Grundschicht des Ectoderms ist hier verdickt und geht in die Ganglienzellen des

Stammes stufenweise über. Die Punktsubstanz liegt nicht axial, sondern der medialen Oberfläche mehr genähert und der innere Zellbelag ist schwächer als der äussere, der eine mächtige Schicht darstellt.

II. Die Entwicklung von Drepanophorus spectabilis (Quatrf.)

Diese Metanemertine legt die Eier in grosser Masse ab. Diese sind in einer zarten Gallerte eingebettet, von welcher man sie leicht befreien kann. Einige von den Eiern sind ganz rund, die anderen länglich oval. Die Eier sind so gross, dass man im Stadium von 8 Blastomeren diese letztern gut mit dem blossen Auge unterscheiden kann. Das abgelegte Ei ist von zwei Hüllen umkleidet (Fig. 73). Die innere (*Dm.*) ist zart und steht nur wenig von der Eiperipherie ab, die äussere (*ch.*) ist dicker und von derselben weit entfernt. Zwischen dem Ei und der Dottermembran, sowie zwischen dieser und dem Chorion befindet sich eine zähe Flüssigkeit, die unter der Einwirkung von Reagentien gerinnt. Das Ei und die dasselbe umkleidenden Hüllen sind zueinander concentrisch gelagert. Das frisch abgelegte Ei besitzt ein grosses ovales Keimbläschen (*Kb.*). Dieses ist sehr deutlich conturirt, sein Plasma feinkernig und auf der Peripherie mit den Chromatinbläschen und -kügelchen bedeckt. Bald nach der Ablagerung theilt das Ei zwei Richtungskörperchen ab. Eines von denselben halbirt sich nicht selten und dann beobachten wir deren drei, die alle untereinander gleich gross sind. Welches der zwei Richtungskörperchen sich halbirt — das erste oder das zweite — kann ich mit Sicherheit nicht sagen. Das Richtungskörperchen geräth sehr oft in die Segmentationshöhle und kann sich hier halbiren. Das Schicksal der Richtungskörperchen, die in die Segmentationshöhle gerathen sind, ist für mich unbekannt geblieben. Jedenfalls betheiligen sie sich am Bau des Körpers gar nicht, und ihre Anwesenheit in der Segmentationshöhle ist durchaus zufällig und rein mechanisch. Was die Richtungskörperchen betrifft, die ausserhalb des Eies geblieben sind, so liegen sie immer unter der Dottermembran und werden nur nach dem Zerreissen der beiden Eihüllen frei.

Das reif gewordene und befruchtete Ei fängt an sich zu segmentiren. Die Segmentation ist ist eine totale inäquale, da die dritte äquatoriale Furche jedes von den vier ersten Blasto-

meren sich in zwei ungleiche theilt, und so entsteht eine bipolare Blastula. Diese besitzt eine röhrenförmige Segmentationshöhle, die sich nach oben zwischen den kleinen und nach unten zwischen den grossen Blastomeren öffnet. Diese Differenz zwischen den beiden Polen der Blastula bleibt auch während der weiteren Eifurchung. Im Stadium von 16 Blastomeren ist die bipolare Blastula von unten verschlossen (Fig. 74), aber öffnet sich nach oben und durch diese Oeffnung passiren die Richtungskörperchen in die Segmentationshöhle.

Im Stadium von 32 Blastomeren (Fig. 75) besteht der obere Pol aus kleinen rundlichen Zellen, die sich lebhaft theilen, indem sie vortreffliche Spindeln zeigen; der untere Pol besteht dagegen aus hohen Zellen, die dichter beieinander stehen. Eine etwas vorgeschrittene Blastula (Fig. 76) zeigt eine charakteristische Anordnung der Zellen. Der obere Pol besteht aus runden Zellen, die sich theilen und durch Spindeln miteinander verbunden sind; der untere Pol besteht aus hohen aneinander gedrückten Zellen; die Segmentationshöhle liegt excentrisch, dem oberen Pole genähert. Auf der Grenze zwischen beiden Polen liegt je eine grosse Zelle. Es existiren nur zwei solcher Zellen und diese liegen einander gegenüber. Die Blastula ist in der Richtung dieser Zellen etwas verlängert und dorsoventral schwach gedrückt. Dieselbe ist nun bilateral-symmetrisch, indem der obere Pol die dorsale und der untere Pol die ventrale Seite darstellt; die grosse linke Zelle entspricht dem Vorder- und ihre gegenüberliegende rechte dem Hinterende der Blastula. Bei weiterer Segmentation wird die Blastula noch mehr verlängert und dorsoventral abgeplattet (Fig. 77). Ihre dorsale Seite besteht aus kleinen und die ventrale aus grösseren Zellen. Der obere Pol ist dem Vorderende genähert. Ventral im Hinterende liegen zwei prismatische Zellen, die etwas eingestülpt sind. Das sind die ersten Zellen des Entodermfeldes. Dieselben sind von zwei grossen Zellen begrenzt, die schöne Spindeln enthalten und neue Zellen zur Vergrösserung des Entodermfeldes liefern. Bei einer etwas vorgeschrittenen Blastula vermehren sich die Zellen des oberen Poles und so bildet sich ein Feldchen von rundlichen Zellen, zwischen denen sich einige von benachbarten Zellen einschalten. Dieses Feldchen stellt die erste Anlage der Kopfdrüse dar (Fig. 78 *Kd.*) Im Hinterende ist das Entodermfeld vergrössert: dasselbe besteht

aus verlängerten prismatischen Zellen und ist von zwei grossen runden Zellen begrenzt, die am vorderen und am hinteren Rande des Feldes paarweise angelagert sind und deutliche Spindeln enthalten (Fig. 79 u. 80). Die Blastula hat nun eine vollkommene bilaterale Symmetrie; ihr Vorderende ist etwas verjüngt, das hintere ziemlich aufgeblasen. Bei dieser Blastula sind alle drei Keimblätter oberflächlich angelegt: das Entoderm ist durch das Entodermfeld repräsentirt; das Mesoderm wird von vier grossen runden Zellen dargestellt, die vor und hinter dem Entodermfelde paarweise gelagert sind und dasselbe vom Ectoderm abgrenzen. Diese vier Zellen sind Mutterzellen des Körpermesoderms. Eine solche Blastula, die alle drei oberflächlich liegende Keimblätter darstellt, wandelt sich in die invaginirte Gastrula um, indem das Entodermfeld sich einstülpt. Der Einstülpungsvorgang, der langsam vor sich geht, beginnt etwas excentrisch, nahe dem Hinterrande des Entodermfeldes (Fig. 81 u. 82). Die junge Gastrula bietet einen bemerkenswerthen Bau: dieselbe zeigt deutlich alle drei Keimblätter und besitzt die Anlagen von mehreren Organen. In der Vorderspitze derselben legt sich der Rüssel an. Seine erste Anlage (Fig. 82 *R.*) besteht aus ausserordentlich grossen Zellen. Diese sind prismatisch, sehr verlängert und aneinander gepresst. Die Kerne sind bogenartig angeordnet und die central liegenden Zellen etwas eingesenkt. Die Rüsselanlage ragt in die Segmentationshöhle stark hinein. Unter der Rüsselanlage liegt eine grosse runde Zelle, die deutliche Spindeln enthält und die ventrale Mutterzelle des Rüsselmesoderms darstellt. Dorsal von der Rüsselanlage und in Berührung mit derselben legt sich die Kopfgrube an (*Kg.*). Diese stellt eine Gruppe prismatischer Zellen dar, die stark vacuolsiirt sind und einen grossen runden, bläschenförmigen Kern enthalten. Nach hinten von der Kopfgrube liegt die schon bekannte Kopfdrüsenanlage (*Kd.*), die aus kurzen prismatischen Zellen besteht. Diese besitzen einen grossen Kern, der sich sehr begierig färbt. Alle Zellen bilden zusammen ein kleines Feldchen, das etwas eingesenkt und, in Folge der lebhaften Vermehrung der vorderen Zellen, nach hinten verschoben ist.

Die Einstülpung des Entodermfeldes, die im Anfange eine schwache ist, wird immer tiefer und richtet sich nach vorne und dorsalwärts (Fig. 83 u. 84). Dieselbe stellt nun einen schlanken Entodermsack dar, dessen Wand aus einer Reihe cubischer Zellen

besteht und eine deutliche Gastralhöhle begrenzt. Diese öffnet sich mit einem breiten Blastoporus (*Bl.*), der ventral und nahe dem Hinterende liegt und bei dem lebendigen Embryo als eine länglich ovale, querliegende Oeffnung erscheint. Während der Gastrulation theilen sich schon die invaginirenden Zellen der Länge nach (Fig. 82) und die Einstülpung wird immer tiefer. Mit der immer vorschreitenden Invagination wird der Blastoporus enger und die beiden Paare der Mutterzellen des Körpermesoderms nähern sich immer mehr zu einander (Fig. 83 u. 84). Ist die Invagination des Entodermfeldes zum Ende gebracht, so liegen die Mesodermmutterzellen im Umschlagrande des Blastoporus, gerade auf der Grenze zwischen Ecto- und Entoderm (Fig. 85). Eine solche Lage dieser Zellen ist nur vorläufig, bald emigriren sie aus dem Umschlagrande und kommen unter demselben zwischen Ecto- und Entoderm zu liegen: das vordere Paar liegt am Vorderrande des Blastoporus und symmetrisch zur medialen Ventrallinie; das hintere Paar befindet sich am Hinterrande des Bastoporus und symmetrisch zur medialen Dorsallinie des Körpers. Die Mutterzellen, die immer schöne Spindeln enthalten, halbiren sich nun karyokinetisch und die abgetheilten Zellen lagern sich in eine Reihe zwischen Ecto- und Entoderm und bilden einen kurzen Mesodermstreifen, der sich nach vorne immer mehr verlängert (Fig. 86 *Vms.*). Die Mutterzellen des Mesoderms können den Mesodermstreifen bilden, da sie noch im Ectoderm liegen (Fig. 84 *Hms.*). Nun hat der Embyo alle drei Keimblätter nicht nur der Lage nach, sondern auch histologisch differenzirt. Das Entoderm besteht aus grossen flaschenförmigen Zellen; ihre äusseren, den Blastoporus (*Bl.*) begrenzenden Enden sind ganz blass, da sie wenig Plasma enthalten; die inneren aufgeblasenen Enden sind mit dem feinkörnigen Plasma ausgefüllt und enthalten einen grossen runden Kern, der an Chromatinkernchen reich ist. Der Blastoporus (*Bl.*) stellt eine ziemlich grosse Oeffnung dar, die ventral vom Hinterende liegt. Das Ectoderm besteht aus prismatischen Zellen, deren feinkörniges Plasma sich stärker färbt, als dasjenige der Entodermzellen, das an Dotterpartikelchen reicher ist. Der Kern der Ectodermzellen ist rund und bläschenförmig und seine innere Hälfte ist mit grobkernigem Chromatin ausgefüllt. Das Mesoderm besteht aus wenigen Zellen, die klein und rundlich sind und die schwachen Mesodermstreifen bilden.

Im Grunde hat jeder Mesodermstreifen eine Mutterzelle. Der paarige ventrale Mesodermstreifen breitet sich auf den lateralventralen Seiten des Entodermdarmes aus, und der paarige dorsale Mesodermstreifen bedeckt die lateraldorsalen Seiten desselben. Der Embryo ist nun mehr verlängert, sein Vorderende ist schmal und das hintere stark aufgeblasen. Der Embryo ist bewimpert und rotirt schnell, indem er in zwei Eihüllen eingeschlossen ist. Die schon in der Gastrula angelegten Organe sind nun weiter entwickelt (Fig. 84 u. 86). Die Rüsselanlage (*R.*) ist ventralwärts verschoben und etwas eingestülpt. Die Vorderspitze ist von der Kopfgrube (*Kg.*) besetzt, die aus vacuolisirten Zellen besteht und ihre Kerne sind bogenförmig angeordnet. Etwas nach hinten von der Rüsselanlage legt sich der Oesophagus an (*Oes.*). Derselbe besteht aus wenigen, sehr verlängerten kolbenförmigen Zellen, die in die Segmentationshöhle stark hineinragen. Das Nervensystem legt sich in diesem Stadium an. Die Ventralganglien (Fig. 87 *Vg.*) legen sich lateralventral zwischen dem Rüssel und dem Oesophagus an und stellen deutliche Ectodermverdickungen, die aus flaschenförmigen aneinander gedrückten Zellen bestehen. Die Dorsalganglien legen sich lateraldorsal an (Fig. 88 *Dg.*) und bestehen aus einer Reihe flaschenförmiger Zellen und aus wenigen runden Zellen, die peripherisch liegen und die Spindeln gewöhnlich enthalten. Die Ganglienanlagen sind etwas eingestülpt und ihnen entspricht von aussen eine flache Einsenkung.

Der Embryo, der die Dottermembran zerrissen hat und sich zum Ausschlüpfen bereitet, ist ziemlich verlängert (Fig. 89). Sein Vorderende ist breit und das hintere verjüngt. Der Blastoporus (*Bl.*) ist etwas nach vorne gerückt und stellt eine grosse Oeffnung dar, die in die Gastralhöhle führt. Die letztere ist klein, aber ganz deutlich; ihre Wand besteht aus einer Reihe cylindrischer Zellen, die sich karyokinetisch vermehren und neue Zellen zur Vergrösserung des Entodermsackes liefern. Der letztere richtet sich nach vorne und dorsalwärts. Die inneren Organe sind in der Entwicklung vorgeschritten. Die Rüsselanlage (*R.*) ist deutlich eingestülpt und die verlängerten prismatischen Zellen stehen zur flachen Rüsselhöhle radiär. Die obere Mutterzelle des Rüsselmesoderms trennt die Rüsseleinstülpung von der Kopfgrube. Diese bildet die vordere Spitze des Körpers, ist etwas eingestülpt und besteht aus vacuolisirten Zellen, die sich von denjenigen des

Rüssels und der Kopfdrüse scharf unterscheiden. Diese letzte liegt der Kopfgrube an und ihre Zellen enthalten einen grossen stark gefärbten Kern. Die aus wenigen Zellen bestehende Oesophagusanlage ist etwas eingesenkt und die Mundöffnung (*M.*) deutlich ausgeprägt. Im Hinterende erscheint die Rectumanlage, die aus wenigen flaschenförmigen Zellen besteht und schwach eingestülpt ist (*rc.*). Vergleicht man die Fig. 89 mit derjenigen 82, so kann man sehen, dass die Verschiebung der Kopfgrube und der Kopfdrüse durch die Einstülpung der Rüsselanlage verursacht ist.

Der gleich ausgeschlüpfte Embryo (Fig. 90) ist länglichoval und mit Cilien dicht bekleidet. Sein Vorderende ist dicker als das hintere, das etwas spitzig ist und den Blastoporus (*Bl.*) dachartig überhängt. Apical im Vorderende liegt die Kopfgrube, die eine winzige Einsenkung darstellt; vom Grunde der letzteren ragt ein starker Wimperschopf vor, der aus verlängerten, mit einander verklebten Cilien besteht. Ventral von der Kopfgrube liegt die schwache Einsenkung des Rüssels (*R.*). Auf Schnitten zeigt der frisch ausgeschlüpfte Embryo neue Veränderungen. Sein Vorderende ist sehr breit (Fig. 91) und das hintere viel schmäler. Der Blastoporus (*Bl.*) ist vom Hinterende ziemlich entfernt und liegt nun im hinteren Drittel des Körpers. Derselbe ist verengert und stellt eine kleine Oeffnung dar, die auf dem Boden einer flachen Einsenkung liegt und in den Entodermdarm (*D.*) führt. Der letzte zeigt zwei Abschnitte: ein grosser abgerundeter liegt in der Segmentationshöhle, der andere zeigt ein kleines Röhrchen, das aus flaschenförmigen Zellen besteht und zwischen den Ectodermzellen eingeklemmt ist (*Bd.*). Der Darm ist in diesem Stadium einer kurzhalsigen Kolbe vergleichbar, indem der Hals zwischen den Ectodermzellen eingeklemmt ist. Der Darm liegt dem Ectoderm der Ventralseite dicht an und verhindert die ventralen Mesodermstreifen, sich medial auszubreiten. Die Wand des Darmes besteht aus grossen prismatischen und flaschenförmigen Zellen, die stark vacuolisirt sind und einen grossen runden Kern enthalten. Die Zellen vermehren sich lebhaft, indem sie sich längs und quer theilen und einige von ihnen in die Gastralhöle gerathen, wo sie sich theilen können. Durch die Quertheilung der Entodermzellen wandelt sich die einreihige Darmwand in eine mehrreihige um: die quer abgetheilten Zellen dringen in die Segmentationshöhle, indem die epitheliale Anordnung der Zellen sich verwickelt und

die Gastralhöhle immer kleiner wird. Die Kopfgrube (*Kg.*), die hügelartig vorragt, besteht aus schönen flaschenförmigen Zellen, die stark vacuolisirt sind und einen grossen runden Kern enthalten. Die central liegenden Zellen sind etwas eingesenkt und begrenzen eine spaltförmige Höhle. Die äusseren Enden der Zellen sind aneinander gepresst und tragen einen starken Wimperschopf. Der Rüssel (*R.*) ist in der Entwicklung vorgeschritten. Die Zellen, die sich vermehrt haben und noch vermehren, indem sie neue Zellen abtheilen, sind mehrschichtiger und bilden eine Platte aus prismatischen Zellen. Die untere Hälfte der Platte ist eingestülpt und zieht die obere mit sich hinein. Der Oesophagus (*Oes.*) ist durch zwei verlängerte flaschenförmige Zellen repräsentirt, die an den Darm stossen; von aussen entspricht ihnen viel kleinere Mundöffnung (*M.*). Die Kopfdrüse (*Kd.*) ist weiter entwickelt. Ihre Zellen sind vermehrt und bilden nun eine ziemlich umfangreiche Platte aus feinen flaschenförmigen Zellen, die gedrückt sind und zwischen einander gerathen. Die äusseren Enden der Zellen sind blass und die Platte sieht weisslich aus. Dieselbe ist eingesenkt und besitzt eine Einstülpung, die von den rundlichen Zellen begrenzt ist. Die Rectumanlage ist weiter entwickelt und stellt eine fächerartige Platte aus verlängerten flaschenförmigen Zellen vor, die etwas eingestülpt ist (*rc.*) und eine spaltenförmige Höhle enthält. Das Ectoderm ist in diesem Stadium histologisch mehr differenzirt. Seine Zellen, die früher cubisch waren, haben einige Zellen abgetheilt, die flaschenförmig sind und beiderseits der Mutterzelle liegen bleiben. Dieselben bilden die Grundschicht des Ectoderms. Die Mutterzellen sind echte Deckzellen des Ectoderms. Dieselben berühren sich auf der Peripherie miteinander, sind bewimpert und bilden ein äusseres continuirliches Integument. Die Deckzellen scheiden eine ziemlich dicke Cuticularschicht, die von den Zellen durch einen klaren Streifen abgesondert ist.

Bei dem etwas älteren Embryo sind die angelegten Organe noch weiter entwickelt. Der Blastoporus (Fig. 92 *Bl.*) ist noch mehr nach vorne gerückt und liegt jetzt in der Mitte der Ventralseite. Derselbe stellt eine deutliche Oeffnung dar, die in den röhrenförmigen Abschnitt des Darmes führt (*Bd.*), der nun stärker ist. Die Entodermzellen befinden sich im lebhaften Theilungsprocesse, indem sie deutliche Spindeln zeigen. Die Ventralhälfte des Darmes ist mehrschichtig und die Zellreihen, die vom Blasto-

porus zur Dorsalseite aufsteigen, sind etwas miteinander vermischt. Die Dorsalwand des Darmes bleibt dagegen einreihig und ihre epithelial angeordneten Zellen theilen sich der Länge nach. Die Gastralhöhle ist mit den Zellen ziemlich ausgefüllt und erscheint als ein kleines Lumen, das durch die Lücken zwischen den Entodermzellen mit dem Blastoporus communicirt. Der Entodermdarm ist nach vorne und nach hinten schwach verlängert und kommt in Berührung mit der Oesophagusanlage und mit derjenigen des Rectums. Die Oesophagusanlage (*Oes.*) besteht aus wenigen flaschenförmigen Zellen, zwischen denen eine spaltförmige Höhle liegt. Die Oesophagusanlage ist stärker eingestülpt und die Mundöffnung ist mit den typischen Deckzellen des Ectoderms umgeben. Die Rectumanlage (*rc.*) ist weiter entwickelt und enthält nun eine kleine birnförmige Höhle, die von den flaschenförmigen, in einer Reihe und radiär stehenden Zellen begrenzt ist. In der vorderen Hälfte des Körpers liegen die Kopfgrube, die Kopfdrüse und der Rüssel. Die erstere behält ihre apicale Lagerung. Ihre Zellen sind vermehrt und kleiner geworden. Diesselben lagern sich um eine kleine Höhle radiär und ihre grossen runden Kerne bilden einen schönen Bogen. Die Zellen sind stärker vacuolisirt, färben sich nun schwächer und tragen einen mächtigen Wimperschopf. Der Rüssel (*R.*) zeigt eine gut ausgesprochene Einstülpung mit einer deutlichen Höhle, die von einer Reihe gespitzter und bewimperter Zellen begrenzt ist. Ueber der Rüsseleinstülpung liegt die dorsale Mutterzelle des Rüsselmesoderms, die sich karyokinetisch vermehrt. Die abgetheilten Zellen lagern sich zwischen der Kopfgrube und der Rüsseleinstülpung und bilden einen schwachen Mesodermstreifen, der den Rüssel dorsal bedeckt. Die Kopfdrüse (*Kd.*) ist nun stark eingestülpt und nach vorne gerückt. Die Wand der Einstülpung besteht aus flaschenförmigen und runden Zellen, die drüsigen Charakter besitzen: sie sind wie aufgeblasen, ihr Plasma färbt sich schwach und der kleine Kern sehr intensiv. Das Ectoderm proliferirt nun am lebhaftesten. Die oberflächlichen Ectodermzellen theilen die flaschenförmigen Zellen ab; diese vermehren sich auch, indem eine solche Zelle rundlich wird und sich karyokinetisch halbirt. Die Zellen theilen sich der Länge nach gewöhnlich, aber einige von ihnen theilen sich auch in der Querrichtung und die Grundschicht des Ectoderms wird immer stärker. Die Mesodermstreifen des Körpers breiten sich nun auf

die ventrale und die dorsale Seite aus. Der hintere oder dorsale ist stärker entwickelt und besteht aus einer continuirlichen Reihe kleiner, linsenförmiger Zellen. Im Grunde des Streifens liegt die Mutterzelle, die weiter proliferirt und in die Wand des künftigen Blinddarmes (*Bd.*) hineingeräth. Auf dem Lateralschnitte durch einen etwas älteren Embryo (Fig. 93 *Hms.*, *Vms.*) zeigen die Mesodermstreifen eine bemerkungswerthe Einrichtung: der hintere paarige Mesodermstreifen (*Hms.*) besteht aus zwei Reihen kleiner Zellen und hat im Grunde seine Mutterzelle, die rund ist und eine deutliche Spindel enthält. Beide Reihen des Streifens stehen etwas von einander ab und zwischen ihnen befindet sich eine spaltförmige Höhle. Der ursprünglich paarige Mesodermstreifen stellt nun einen mesodermalen Sack dar, der im Grunde zwei Mutterzellen hat und aus zwei Blättern besteht: das eine liegt dem Darm an und bildet das splanchnische, das andere, zum Ectoderm gewendete, stellt das somatische Blatt des Körpers dar. Die zwischen ihnen eingeschlossene Höhle ist die dorsale Hälfte der künftigen Leibeshöhle. Der hintere Mesodermsack bedeckt den Darm dorsal und reicht bis an die Anlage des Dorsalganglions (*Dg.*). Der Ventralmesodermstreifen (*Vms.*) besteht auch aus zwei Schichten; eine liegt dem Darm an, die andere belegt das Ectoderm und zwischen beiden liegt eine spaltförmige Höhle. Der früher paarige ventrale Mesodermstreifen bildet nun einen ventralen Mesodermsack, der aus somatischem und splanchnischem Blatte besteht und eine Höhle besitzt, welche die ventrale Hälfte der künftigen Leibeshöhle darstellt. Beide Mesodermsäcke wachsen nach vorne aus und sind durch das Dorsalganglion voneinander getrennt.

Das Nervensystem ist in diesem Stadium weiter entwickelt. Die Dorsalganglien (*Dg.*) sind sehr gross. Jedes stellt einen rundlichen Zellenhaufen dar; die Zellen sind kegelförmig und aneinander gepresst. Die central liegenden Zellen sind etwas eingesenkt und das Ganglion besitzt eine schlitzförmige Höhle, zu welcher die Zellen radiär stehen. Diese vermehren sich, indem sie neue Zellen abtheilen. Mit jedem Dorsalganglion steht je ein dorsaler Längsstamm (*Dst.*) in Verbindung. Dieser legt sich als ein seitlichdorsaler Ectodermstrang an, der aus Zellen der Grundschicht besteht. Im Vorderende ist der Strang ziemlich dick und wird nach hinten immer schwächer. Die Ventralganglien-

anlagen (*Vg.*) sind kleiner als die dorsalen. Die Anlage besteht aus kegelförmigen Zellen, die eine fächerartige Platte bilden. Die Anlage ist etwas eingestülpt und von dem Dorsalganglion scharf abgesondert: beide sind selbständige Bildungen. Mit dem Ventralganglion jeder Seite steht der Ventrallängsstamm (*Vst.*) in Verbindung. Der letzte stellt einen paarigen Strang dar, der aus flaschenförmigen Zellen der Grundschicht besteht. Sein Vorderende ist dicker und besteht aus mehr vermehrten Zellen, die etwas eingestülpt sind. Dem Anfange des Stranges entspricht von aussen eine flache Einsenkung. Nach hinten wird der Strang immer niedriger und schwächer. Der Längsstamm jeder Seite ist dem entsprechenden Ventralganglion genähert und steht durch einige niedrige Zellen mit diesem in Verbindung (*lc.*), welche die Anlage der Längscommissur darstellen.

Der Embryo, drei Tage alt, ist mehr verlängert (Fig. 94). Seine Ventralseite ist flach und die dorsale schwach gewölbt, das vordere Ende ist nur etwas breiter als das hintere. Der Blastoporus (*Bl.*) ist nach vorne noch weiter gerückt und liegt nun in der vorderen Hälfte des Körpers. Derselbe stellt eine mehr verengerte Oeffnung dar (Fig. 94[1] *Bl.*), die in den künftigen Blinddarm führt. Der letzte ist nun deutlich verlängert (*Bd.*, Fig. 94 u. 94[1]) und vom Darm mehr abgesondert. Seine Wand besteht aus einer Reihe cubischer Zellen, die eine röhrenförmige Höhle begrenzen, welche in die Gastralhöhle des Darmes übergeht. Der letzte ist nach vorne und nach hinten etwas ausgezogen; seine Wand besteht aus einer Reihe hochcylindrischer Zellen, die zwischen einander gerathen und die Kerne auf verschiedener Höhe haben. Die Gastralhöhle ist vergrössert und der Darm von dem splanchnischen Blatte umhüllt. Die zum Darmtractus gehörigen Theile sind in der Entwicklung vorgeschritten: Der Oesophagus (*Oes.*) bildet nun ein schlankes Beutelchen, dessen Wand aus einer Reihe der kegelförmigen, bewimperten Zellen besteht. Die Rectumanlage (*rc.*) ist weiter entwickelt: ihre früheren flaschenförmigen Zellen sind vermehrt und viel kleiner geworden. Dieselben stehen in einer Reihe und begrenzen eine deutliche Höhle, die sich mit einem kleinen After nach aussen öffnet, der terminal liegt (*a.*). Die Zellen des Rüssels (*R.*) sind stark vermehrt, sie sind aneinander gedrückt und stehen um eine kleine Höhle radiär. Dorsal und ventral ist die Rüsseleinstülpung von

einigen Mesodermzellen bekleidet. Diese sind klein und unterscheiden sich von den benachbarten Zellen ganz deutlich: Sie bilden den dorsalen und ventralen Mesodermstreifen des Rüssels. Der dorsale ist zweischichtig und der ventrale besteht nur aus einer schwachen Reihe kleiner Zellen, die zwischen dem Rüssel und dem Oesophagus liegen. Die Kopfgrube (*Kg.*) besteht — wie früher — aus grossen, flaschenförmigen Zellen, die stärker vacuolisirt sind und sich noch schwächer färben. Das Mesoderm des Körpers hat weitere Fortschritte gemacht. Die beiden Mesodermsäcke sind aufeinander getroffen und ihre entsprechenden Blätter miteinander verwachsen. Die Stelle der Verwachsung ist gut markirt, da der vordere, aus cubischen Zellen bestehende Mesodermsack plötzlich in den dorsalen übergeht, der aus linsenförmigen Zellen besteht. Dieser letzte hat im Grunde die Mutterzelle des Mesoderms, welche die Wand des künftigen Blinddarmes etwas eindrückt und eine deutliche Spindel enthält.

Das Nervensystem ist weiter entwickelt. Die Zellen der Nervenanlagen vermehren sich sehr stark. Es vermehren sich nur die Zellen der Grundschicht, welche sich zwischen den Deckzellen gruppenartig lagern. Die Längsstämme haben dadurch eine kettenartige Gestalt, indem jeder aus einer Reihe Zellgruppen besteht.

Der Embryo, der vier Tage alt ist, hat das Nervensystem mehr entwickelt und dieses verläuft nun ontogenetisch das Stadium, in welchem die Nervenanlagen und ihre Verhältnisse zu einander am klarsten auftreten. Die Dorsalganglien (Fig. 95 *Dg.*) liegen beiderseits der Kopfgrube und zur Medianebene symmetrisch. Die Zellen der Ganglienanlagen sind stark vermehrt; jedes Ganglion stellt eine grosse abgerundete Ectodermverdickung dar und besteht aus mehreren Zellschichten, die eine halbkreisförmige Anordnung zeigen. Die compakte Ganglionanlage liegt oberflächlich und derselben entspricht eine flache Einsenkung als Rest der früheren Einstülpung. Die Dorsalganglien verlängern sich nach hinten und verlaufen beiderseits der Kopfdrüse (Fig. 76 *Kd.*) Die Anlagen sind hier schwächer und mehr einander genähert. Gleich hinter der Kopfdrüse verbinden sich die Dorsalganglien durch eine Dorsalcommissur (Fig. 97 *Dc.*), die als eine Verdickung des Ectoderms entsteht. Ihre äusseren Zellen sind noch zwischen den Deckzellen eingeklemmt und enthalten Kerne, die denjenigen

der Deckzellen ganz gleich sind. Noch weiter nach hinten, in der Region des Blastoporus erscheinen die Dorsallängsstämme (Fig. 98 *Dst.*). Diese liegen dorsal und jeder stellt einen Strang dar, der aus mehreren Zellschichten besteht und etwas eingesenkt ist. Die Dorsallängsstämme sind durch ein Gewölbe getrennt, das medial liegt und aus cylindrischen Ectodermzellen besteht; diese vermehren sich und bilden einen schwachen medialen Strang, der die Anlage des Dorsalnerven darstellt (*dn.*). Die Dorsalseitenstämme, sowie der Dorsalnerv setzen sich nach hinten fort, indem sie immer schwächer werden. Im hinteren Drittel des Körpers ist das Ectoderm gleichmässig verdickt und man kann keine Stränge wahrnehmen.

Die Ventralganglien liegen lateralventral, vor dem Munde und symmetrisch. Ihre Zellen sind auch stark vermehrt und jedes Ganglion besteht aus mehreren Zellschichten, die halbkreisförmig angeordnet sind. Die Ganglienanlagen sind hier vom Ectoderm losgelöst und durch die Ventralcommissur miteinander verbunden. Weiter nach hinten, in der Region des Mundes (Fig. 96, *Vg.*) sind die Ventralganglien schwächer, dem Dorsalganglion mehr genähert und stehen mit dem Ectoderm im Zusammenhange. Ventral von ihnen liegen die Ventrallängsstämme (*Vst.*). Jeder von diesen stellt eine mehrschichtige Platte dar, die etwas eingestülpt ist. Die Ventrallängsstämme sind medial genähert und jeder steht mit seinem Ganglion durch eine schwache Längscommissur in Verbindung (*lc.*). Noch weiter nach hinten, in der Region des Blastoporus (Fig. 98 *Vst.*) stellen die Ventrallängsstämme zwei Platten dar, die aus cylindrischen Zellen bestehen, die sich schwach färben. Ebenso sehen die Platten blass aus. Die Ventrallängsstämme verlaufen nach hinten, indem sie immer schwächer sind und im Hinterende schliesst sich jeder mit einer Anschwellung.

Bei dem Embryo, der nur etwas älter ist, sind die soeben beschriebenen Verhältnisse der Nervenanlagen deutlicher ausgeprägt. Die Ventralganglien (Fig. 99 *Vg.*) sind vom Ectoderm losgelöst und jedes verbindet sich mit dem entsprechenden Ventrallängsstamme (*Vst.*) durch eine kurze Commissur, die eine Längscommissur darstellt. Der Stamm ist nach innen abgerundet und sein äusseres Ende zwischen den Deckzellen eingeklemmt. Von hier nach hinten sind die Ventrallängsstämme stärker und hinter dem Munde ziemlich dick und durch eine Quercommissur mit einander verbunden (Fig. 100 *qc.*). Noch weiter nach hinten,

gerade hinter dem Blastoporus (Fig. 101 *Vst.*) erscheinen die Längsstämme als zwei mächtige Stränge, die sich vom Ectoderm loslösen und nach innen stark hineinragen, indem sie den Darm drücken. Beide Stränge sind einander genähert und nur durch wenige typische Deckzellen, die den Blastoporus begrenzen, getrennt.

Der Embryo, 5 Tage alt, ist ziemlich verlängert und hat eine schlanke, wurmförmige Gestalt (Fig. 102). Sein in der Mitte verdickter Körper verschmälert sich nach vorne und nach hinten. Das Vorderende ist abgerundet und das hintere abgestumpft. Die Dorsalseite ist gewölbt und die ventrale abgeplattet. Die Embryonen sind träge, kriechen nur wenig und bleiben gewöhnlich ruhig. Bei einem solchen Embryo sind die Organe weit in der Entwicklung vorgeschritten und der Embryo hat eine Organisation, die denselben dem definitiven Zustand annähert. Der Blastoporus (Fig. 102 *Bl.*) ist nach vorne noch weiter gerückt, nun liegt er in dem ersten Drittel des Körpers und ist verschlossen. Die schwache Einsenkung und die typischen Deckzellen, die denselben pfropfenartig verstopft haben, sind augenscheinliche Reste des früheren Blastoporus. Mit dem Verschluss des Blastoporus hat sich der röhrenförmige Abschnitt des Entodermdarmes vom Ectoderm abgeschnürt und bildet nun den — in der Anatomie der Nemertinen bekannten — Blinddarm, der unter dem Oesophagus liegt und sich nach vorne richtet. Der Darm ist ziemlich gross. Seine Wand besteht aus cylindrischen Zellen (Fig. 102 u. 103 *D.*), die sich zwischen einander einkeilen und deren Kerne auf verschiedener Höhe zu liegen kommen. Zwischen den Kernen fallen nun einige besonders in's Auge: Diese sind sehr gross, rund und färben sich sehr begierig. Die Zellen, die solche Kerne enthalten, sind nur in geringer Zahl, befinden sich nur in der Dorsalwand des Darmes und sind wahrscheinlich die Leberzellen. Der Darm besitzt eine verengerte Gastralhöhle und communicirt mit dem Oesophagus und dem Rectum (Oes., rc.). Der Oesophages bildet nun ein verlängertes Röhrchen, seine Wand besteht aus cubischen Zellen. Er ist vom Rüssel gedrückt und krümmt sich ein wenig; in den Darm mündet er grade über den Blinddarm und nach aussen öffnet er sich mit dem kleinen Munde, der medial und vor dem geschlossenen Blastoporus liegt. Das Rectum bildet ein kurzes Röhrchen, dessen Wand aus einer Reihe kleiner cubischer Zellen besteht und sich von den Entodermzellen

scharf unterscheidet. Der Rüssel (*R.*) stellt einen dickwandigen Schlauch dar, der parallel der Ventralseite liegt und sich gerade unter der Kopfgrube öffnet (*Ro.*). Nach hinten erbreitert sich der Rüssel und seine Wand ist dicker. Diese besteht aus einreihigem cylindrischem Epithel und begrenzt eine spaltförmige Rüsselhöhle. Der Rüssel stösst an den Oesophagus (*Oes.*), indem er sich etwas krümmt und sich dorsal nach hinten richtet. Der Rüssel ist vom Mesoderm theilweise bedeckt. Das letztere bildet nun zwei Mesodermstreifen, von denen einer dorsal und der andere ventral vom Rüssel liegt. Jeder Streifen besteht aus zwei Blättern und enthält eine spaltförmige Höhle. Das innere Blatt besteht aus cubischen und das äussere aus linsenförmigen Zellen. Der dorsale Mesodermstreifen ist länger, als der ventrale, beide bedecken den Rüssel. Nur bleibt das hintere, abgerundete Ende des letzten nackt, da die Mesodermstreifen dasselbe nicht erreichen. Die Kopfgrube (*Kg.*) behält ihre frühere Lage und trägt einen Wimperschopf. Ihre Zellen sind stark vacuolosirt und färben sich gar nicht. Ihre Kerne sind verschiedener Grösse. Die Kopfgrube enthält eine kleine Höhle und ist vom somatischen Blatte bekleidet. Dieselbe ist nun viel kleiner, als in früheren Stadien und ziemlich verkümmert. Die Kopfdrüse, die schon bei den jüngeren Embryonen klein ist (Fig. 96), verkleinert sich noch mehr und stellt nun eine winzige Einstülpung dar (Fig. 102 *Kd.*), deren Wand aus kleinen runden Zellen besteht. Diese sind wie aufgeblasen, färben sich schwach und sehen glashell aus. Nur färben sich ihre kleinen Kerne sehr intensiv. Die Kopfdrüse ist im Vergleich mit ihrer Anlage sehr verkleinert.

Das Nervensystem ist vom Ectoderm theilweise losgelöst und histologisch differenzirt. Dasselbe bildet nun eine über die anderen Organe praevalirende Masse und ein Horizontalschnitt kann alle Abschnitte desselben treffen. Die grossen Dorsalganglien (Fig. 103 *Dg.*) sind vom Ectoderm theilweise frei, theilweise stehen sie noch mit demselben im Zusammenhange und treten hier oberflächlich auf. Dieselben sind histologisch differenzirt und bestehen aus der spärlichen Punktsubstanz und aus den Ganglienzellen. Die Dorsalganglien sind von den ventralen gesondert. Diese letztern (*Vg.*) sind kleiner und bestehen aus kleinen Zellen, deren histologische Differenzirung schwach ist. Die Ventralganglien sammt den dorsalen nehmen die vordere grössere Hälfte des Körpers

ein, in der hinteren verlaufen die Ventrallängsstämme (*Vst*). Diese stellen zwei mächtige Stränge dar, deren vorderen Enden bedeutend verdickt sind. Die Längsstämme verbinden sich mit den Ventralganglien durch eine kurze Längscommissur (*lc.*). Dieselben sind den Ganglien genähert. Dem abgerundeten Ende des Stammes entspricht eine Vertiefung in dem Ventralganglion. Der Längsstamm besteht aus kleinen Zellen, im Vorderende ist er dicker und vom Ectoderm losgelöst; nach hinten werden beide Stämme schwächer und schliessen sich jeder mit einer Anschwellung, die im Zusammenhange mit dem Ectoderm steht.

Der Embryo, der ungefähr 8 Tage alt ist, zeigt einige neue, aber nicht wesentliche Veränderungen. Die Rüsselöffnung liegt nahe dem Munde und ventral, und die Strecke zwischen beiden Oeffnungen, die früher gross war (Fig. 102), ist nun fünfmal kürzer. Das Nervensystem ist vom Ectoderm losgelöst und histologisch völlig differenzirt. Der Embryo hat nun die Cerebralorgane, die in diesem Stadium deutlich wahrnehmbar sind. Diese liegen in der Gegend der Dorsalganglien, sich als Einstülpungen des Ectoderms zeigend. Eine solche Einstülpung gabelt sich bald in zwei Schenkel (Fig. 104 *co.*). Einer von diesen richtet sich ventralwärts zwischen dem Ectoderm, resp. der Leibeswand und dem Dorsalganglion. Derselbe ist zungenförmig, seine Wand besteht aus cubischen bewimperten Zellen und begrenzt eine deutliche Höhle. Der andere Schenkel dringt gerade in das Dorsalganglion hinein. Derselbe ist kolbenförmig und seine Wand besteht aus cubischen Zellen, die nach innen immer höher sind. Der Boden des Schenkels ist deutlich verdickt und mit langen Cilien bewimpert.

Zum Schlusse wollen wir die mitgetheilten Ergebnisse über die directe Entwicklung von Tetrastemma vermiculus und Drepanophorus spectabillis kurz fassen:

1. Das abgelegte Ei ist von zwei Hüllen bekleidet. Bei der Eireifung werden zwei Richtungskörperchen abgetheilt. Die erste Richtungsspindel enthält vier doppelte Chromosomen. Das erste Richtungskörperchen enthält vier und das zweite zwei Chromosomen. Eines von ihnen — wahrscheinlich das erste — halbirt

sich noch einmal. Die Richtungskörperchen gerathen oft in die Segmentationshöhle.

2. Die Eifurchung ist total adäqual. Die Segmentationshöhle existirt schon im Stadium von 8 Blastomeren. Aus der Eifurchung resultirt eine bipolare Blastula. Diese verwandelt sich in eine bilateralsymmetrische: dieselbe ist länglich oval, der obere Pol ist dem Vorderende und der untere dem Hinterende genähert. Im oberen Pole vermehren sich die Zellen und so bildet sich das Kopfdrüsenfeld; im untern Pole bildet sich das Entodermfeld, das von vier grossen, runden Zellen begrenzt ist. Diese sind am vorderen und am hinteren Rande des Entodermfeldes paarweise gelagert. In der Blastula sind alle drei Keimblätter oberflächlich angelegt: Das Entoderm ist durch das Entodermfeld und das Mesoderm durch vier grosse runde Zellen repräsentirt; diese sind Mutterzellen des Körpermesoderms. Die bilateral symmetrische Blastula verwandelt sich in eine invaginirte Gastrula.

3. Das Entodermfeld stülpt sich ein und bildet einen birnförmigen Darm. Die Wand des Darmes ist einreihig und die Gastralhöhle ziemlich gross. Später wird die Darmwand mehrschichtig und die Gastralhöhle verkleinert sich stark. Die Mehrschichtigkeit der Darmwand ist durch die Quertheilung der Entodermzellen verursacht; dieselbe ist vorläufig, in den spätesten Stadien bekommt die Darmwand ihren anfänglichen Charakter wieder, indem sie aus einreihigem Epithel besteht und eine röhrenförmige Gastralhöhle begrenzt. Der Darm öffnet sich durch den Blastoporus und steht mit diesem in Verbindung durch einen röhrenförmigen Fortsatz resp. den künftigen Blinddarm. Der Darm bildet eine Aussackung, die mit dem Rectum communicirt.

4. Der anfangs grosse Blastoporus verkleinert sich allmählich, und rückt immer mehr nach vorne und schliesst sich sehr spät. Mit dem Verschluss des Blastoporus schnürt sich der röhrenförmige Fortsatz des Darmes vom Ectoderm und bildet nun den Blinddarm.

5. Die Kopfgrube resp. das Frontalorgan legt sich als eine Gruppe der hohen vakuolisirten Zellen an. Die Anlage stülpt sich ein und die Zellen tragen einen starken Wimperschopf. In späteren Stadien verkleinert sich die Kopfgrube und reducirt sich allmählich.

6. Die Kopfdrüse legt sich als ein Feldchen aus runden Ecto-

dermzellen an. Diese werden cylindrisch und das Feldchen stülpt sich ein. Bei Tetrastemma vergrössert sich die Einstülpung immer mehr und die Kopfdrüse wird colossal im Vergleich mit dem Körper des Embryos. Bei Drepanophorus verkleinert sich die Einstülpung allmählich und die Kopfdrüse wird winzig. Dieselbe öffnet sich nach aussen mit einer ziemlich grossen Oeffnung, die dorsal von derjenigen der Kopfgrube liegt.

7. Der Rüssel legt sich an als eine einreihige Verdickung des Ectoderms; diese stülpt sich ein und es bildet sich eine Rüsseleinstülpung. Bei Drepanophorus vergrössert sich die Rüsseleinstülpung allmählich und verwandelt sich in den definitiven Rüssel. Bei Tetrastemma gabelt sich die Rüsseleinstülpung in zwei Schenkel: der dorsale bildet den definitiven Rüssel und der ventrale bildet das secundäre Stomodäum, das mit dem abgeschnürten Oesophagus communicirt.

8. Der Oesophagus legt sich an als die Gruppe sehr verlängerter Zellen; diese stülpen sich ein und zwischen ihnen bildet sich eine röhrenförmige Höhle. Bei Tetrastemma schnürt sich der Oesophagus vom Ectoderm und communicirt mit dem secundären Stomodäum resp. dem ventralen Schenkel der Rüsseleinstülpung.

9. Das Rectum bildet sich ähnlich dem Oesophagus. Dasselbe communicirt mit der Aussackung des Darmes, die sich nach hinten richtet.

10. Das Mesoderm des Körpers bildet sich aus vier Mutterzellen, die vor und hinter dem Blastoporus liegen. Jede theilt sich karyokinetisch und bildet einen Mesodermstreifen. Jeder Mesodermstreifen differenzirt sich auf das splanchnische und das somatische Blatt. Der paarige vordere Mesodermstreifen bildet später einen vorderen (ventralen) Mesodermsack; und der paarige hintere Mesodermstreifen bildet einen hinteren (dorsalen) Mesodermsack. Beide Mesodermsäcke verwachsen miteinander: Das splanchnische Blatt bekleidet den Darmtractus und das somatische belegt das Ectoderm; die Höhle zwischen beiden ist die Leibeshöhle.

11. Das Mesoderm des Rüssels bildet sich aus zwei Mutterzellen. Anfangs liegen diese im Umschlagrande der Rüsseleinstülpung: eine dorsal und die andere ventral. Später emigriren sie in die Segmentationshöhle. Jede Mutterzelle theilt sich karyokinetisch und bildet einen Mesodermstreifen; der dorsale sowie der

ventrale Mesodermstreifen differenzirt sich auf zwei Blätter, zwischen denen eine Höhle liegt. Die Mesodermstreifen bekleiden den Rüssel und verwachsen miteinander: Das innere Blatt liegt dem Rüsselrohr an, das äussere bildet die Rüsselscheide. Die Höhle zwischen beiden ist das Rhynchocölom.

12. Das Gehirn legt sich als zwei Paar Ectodermverdickungen an. Das dorsale Paar stellt die Dorsalganglien dar, das ventrale Paar bildet die Ventralganglien. Also legen sich die Dorsalganglien selbständig und unabhängig von den Ventralganglien an. Die Ventrallängsstämme entstehen als zwei verdickte Ectodermleisten. Jede Leiste verbindet sich mit dem entsprechenden Ventralganglion durch eine schwächere Verdickung des Ectoderms. Die Zellen der Leiste vermehren sich und die Leiste verwandelt sich in einen Strang. Im Vorderende ist der Strang dick und eingestülpt, nach hinten wird er immer schwächer und schliesst sich mit einer Anschwellung. Hinter den Dorsalganglien legen sich die Dorsallängsstämme an. Diese stellen zwei symmetrisch liegende Ectodermleisten dar. Jede von ihnen verbindet sich mit dem entsprechenden Dorsalganglion durch eine schwächere Ectodermverdickung. Durch die Vermehrung der Zellen verwandelt sich die Leiste in den mehrschichtigen Strang. Jeder von diesen lehnt sich dicht an das entsprechenden Ganglion an. Die Stränge sind anfangs ebenso lang wie die Ventrallängsstämme. Bei weiterer Entwicklung verlängern sie sich nicht mehr und bleiben als die Dorsalganglien. Also ist das definitive Dorsalganglion morphologisch eine zusammengesetzte Bildung. Die Ventral- sowie die Dorsalcommisur bilden sich als die Verdickungen des Ectoderms; die ventrale entwickelt sich definitiv; die dorsale wird unterdrückt und die definitive Dorsalcommisur bildet sich secundär durch Verschmelzung der Dorsalganglien.

13. Die Cerebralorgane bilden sich als Einstülpungen des Ectoderms.

14. Das Ectoderm differenzirt sich histologisch durch die Abtheilung der Zellen; die fächerförmigen Zellen sind Deckzellen; die Lücken zwischen ihnen sind mit den abgetheilten flaschenförmigen Zellen ausgefüllt — diese bilden die Grundschicht des Ectoderms. Die Deckzellen differenziren sich zu sensibeln und Tastzellen.

Literatur.

1. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Akad. de St.-Petersbourg, VII. sér. T. 14. 1869.
1a. Derselbe, Vergleichend-embryologische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.
2. Bütschli, Einige Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidium. Archiv f. Naturg. Jahrg. 39, T. 1873.
3. Salensky, Bau und Metamorphose des Pilidium. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd. 1886.
4. Bürger, Studien zu einer Revision der Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Ber. Nat. Ges. Freiburg. 8. Bd. 1894.
5. Hubrecht, Contributions to the embryology of the Nemertea. Quart. Journal of micr. sc. Vol. 26. 1886.
6. Dieck, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 8. Bd. 1874.
7. Hoffmann, C. K., Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen. I. Zur Entwicklungsgeschichte von Tetrastemma varicolor (Oerst.) Niederl. Arch. f. Zool. 3. Bd. 1876—77.
8. Barois, Mémoire sur l'embryogénie des Nemertes. Annales des sciences nat. 6. série. Zoologie. T. 6.. 1877.
9. Salensky, Recherches zur le développement de Monopora (Borlasia) vivipara Ulizan. Archives de Biologie. T. 5. 1884.
10. Burger, Tauna und Flora. 22. Monographie. Nemertinen. 1895.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI—XXIII.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

a. = After.
Ad. = Analdrüsenzellen.
Bd. = Blinddarm resp. röhrenförmiger Abschnitt des Entodermdarmes.
Bl. = Blastoporus.
C. = Cölom.
Ch. = Chorion.
Co. = Cerebralorgan.
D. = Darm resp. Entodermdarm.
d. = Aussackung des Darmes.
Dc. = Dorsalcommissur.
Dc[1].= Definitive Dorsalcommissur.
Dg. = Dorsalganglion.
Dm. = Dottermembran.
Dms. = Der dorsale (hintere) Mesodermstreifen des Körpers.
dn. = Dorsalnerv.
Dst. = Dorsallängsstamm.
Dz. = Dorsale Mutterzelle des Rüsselmesoderms.
gr. = Grundschicht des Ectoderms.

h. = Hinterende.
Hms. = Der dorsale (hintere) Mesodermstreifen des Körpers.
Hmz. = Hintere (dorsale) Mutterzelle des Körpermesoderms.
Kb = Keimbläschen.
Kd. = Kopfdrüse.
Kdo. = Kopfdrüsenöffnung.
Kg. = Kopfgrube resp. Frontalorgan.
lc. = Längscommissur.
M. = Mund.
Oes. = Oesophagus resp. das primäre Stomodäum.
qc. = Quercommissur.
R. = Rüsseleinstülpung respektive Rüssel.
Rc. = Rhynchocölom.
rc. = Rectum.
Rd.
Rmb. = Rüsselmuskelblatt.
Ro. = Rüsselöffnung.
Rsch. = Rüsselscheide resp. Rüsseltasche.
St. = Secundäres Stomodäum.
Sz. = Spermatozoid.
Szl. = Sensible Zelle.
tzl. = Tastzelle.
v. = Vorderende.
Vc. = Ventralcommissur.
Vms. = Der ventrale (vordere) Mesodermstreifen des Körpers.
Vmz. = Vordere (ventrale) Mutterzelle des Körpermesoderms.
Vst. = Ventrallängsstamm.
Vz. = Ventrale Mutterzelle des Rüsselmesoderms.

Alle Abbildungen sind mit der Camera-Lucida Abbé von Zeiss und dem Mikroskope Zeiss in der Höhe des Mikroskoptischchens abgezeichnet.

I. Die Entwicklung von Tetrastemma vermiculus (Quatrf.) (Fig. 1—72).

Fig. 1. Das frisch abgelegte Ei. oc. 4, ob. C.
Fig. 2. Das reifende Ei. oc. 4, ob. C.
Fig. 3. Die erste Richtungsspindel. oc. 4, ob. C.
Fig. 4. Das reife Ei. oc. 4, ob. C.
Fig. 5. Eine junge bipolare Blastula. oc. 4, ob. C.
Fig. 6. Eine etwas vorgeschrittene Blastula. oc. 4, ob. C.
Fig. 7. Eine ältere bilateralsymmetrische Blastula. oc. 4, ob. C.
Fig. 8. Querschnitt durch den oberen Pol. oc. 4, ob. C.
Fig. 9. Oberflächlicher Schnitt. oc. 4. ob. C.
Fig. 10, 11, 12 u. 13. Frontalschnitte durch eine und dieselbe Blastula. oc. 4, ob. C.
Fig. 14, 15, 16 u. 17. Querschnitte durch eine und dieselbe Blastula. oc. 4, ob. C.
Fig. 18. Längsschnitt durch eine etwas jüngere (als die vorhergehende) Blastula. oc. 4, ob. C.
Fig. 19 u. 20. Querschnitte durch eine und dieselbe Blastula. oc. 4, ob. C.
Fig. 21. Sagittalschnitt durch eine junge Gastrula. oc. 4, ob. C.
Fig. 22. Der nächste Lateralschnitt durch dieselbe Gastrula. oc. 4, ob. C.
Fig. 23. Querschnitt durch die vorderen Mutterzellen des Körpermesoderms. oc. 4. ob. C.

Fig. 24. Querschnitt durch die hinteren Mutterzellen des Körpermesoderms derselben Gastrula oc. 4, ob. C.
Fig. 25. Sagittalschnitt durch eine vorgeschrittene Gastrula. oc. 4. ob. C.
Fig. 26. Das Kopfdrüsenfeld im oberflächlichen Schnitte. oc. 4, ob. C.
Fig. 27[1]. Laterallängsschnitt durch eine fertige Gastrula. oc. 4, ob. C.
Fig. 27 u. 28. Sagittal- und Laterallängsschnitt durch einen und denselben Embryo. oc. 4, ob. C.
Fig. 29. Schrägsagittalschnitt durch einen bewimperten und rotirenden Embryo. oc. 4, ob. C.
Fig. 30. Laterallängsschnitt durch denselben Embryo. oc. 4, ob. C.
Fig. 31. Querschnitt durch die Anlagen der Ventral- und Dorsalganglien. oc. 4, ob. C.
Fig. 32. Frontalschnitt durch die Anlagen der Ventrallängsstämme. oc. 4, ob. C.
Fig. 33. Der behandelte Embryo in toto, in optischem Längsschnitte. oc. 4, ob. C.
Fig. 34, 35, 36, 37 u. 38. Querschnitte durch einen solchen Embryo. oc. 4, ob. C.
Fig. 34. Vor dem Munde durch die Dorsalganglien.
Fig. 35 Nahe vor dem Munde durch die Dorsal- und Ventralganglienanlagen.
Fig. 36. Durch die Dorsal- und die Ventrallängsstämme.
Fig. 37. Vor dem Blastoporus durch die Dorsal- und die Ventrallängsstämme.
Fig. 38. Durch die Anschwellungen der Ventrallängsstämme.
Fig. 39. Frontalschnitt durch einen Embryo desselben Stadiums. oc. 4, ob. C.
Fig. 40. Der eben ausgeschlüpfte Embryo.
Fig. 41. Der eben ausgeschlüpfte Embryo, behandelt in toto, im optischen Längsschnitte. oc. 4, ob. C.
Fig. 42, 43 u. 44. Längsschnitte durch den gleich ausgeschlüpften Embryo. oc. 4, ob. C.
Fig. 42. Laterallängsschnitt. Das Darmepithel ist bewimpert.
Fig. 43. Sagittalschnitt.
Fig. 44. Laterallängsschnitt.
Fig. 45, 46 u. 47. Längsschnitte durch einen und denselben Embryo. oc. 4, ob. C.
Fig. 45. Schrägsagittalschnitt. Die Kopfdrüse und die Rüsseleinstülpung (*R.*) sind sagittal getroffen.
Fig. 46. Schrägsagittalschnitt. Quertheilung der Entodermzellen.
Fig. 47. Laterallängsschnitt durch den vorderen Mesodermstreifen des Körpers.
Fig. 48. Etwas schräger Sagittalschnitt. Mutterzellen in der Wand der Rüsseleinstülpung. oc. 5, ob. C.
Fig. 48[1]. Theil des nächsten Schnittes. Ventralganglioneinstülpung. oc. 5, ob. C.

Fig. 49. Laterallängsschnitt durch einen älteren Embryo. oc. 2, ob. E.
Fig. 50. Schrägsagittalschnitt durch den Embryo 3 Stunden nach Ausschlüpfen. oc. 5, ob. C.
Fig. 51 u. 52. Zwei Querschnitte durch den Embryo desselben Stadiums.
Fig. 51. Querschnitt durch die Dorsal- und die Ventralganglien. oc. 2, ob. E.
Fig. 52. Querschnitt durch die Dorsal- und die Ventrallängsstämme. oc. 2, ob. E.
Fig. 53. Laterallängsschnitt durch den Embryo desselben Stadiums. oc. 3, ob. E.
Fig. 54. Sagittalschnitt durch den Embryo 14 Stunden nach Ausschlüpfen. oc. 5, ob. C.
Fig. 55. Sagittalschnitt durch einen Embryo 28 Stunden alt. oc. 5. ob. C.
Fig. 56 u. 57. Querschnitt durch den Embryo in demselben Stadium. oc. 5, ob. C.
Fig. 56. Querschnitt durch die vordere Hälfte der Dorsal- und Ventralganglien.
Fig. 57. Querschnitt durch den Vorderrand des Mundes.
Fig. 58. Sagittalschnitt durch den Embryo, der 36 Stunden alt ist. oc. 5, ob. C.
Fig. 59. Sagittalschnitt durch den Embryo 2 Tage alt. oc. 2, ob. E.
Fig. 60. Der lebendige Embryo, 3 Tage 18 Stunden alt. oc. 4, ob. C.
Fig. 61. Sagittalschnitt durch den Embryo 4 Tage alt. oc. 3, ob. E.
Fig. 62. Abschnitt von einem Embryo, 5 Tage alt; fixirten und aufgehellten. oc. 4, ob. C.
Fig. 63. Sagittalschnitt durch den Embryo desselben Stadiums. oc. 5. ob. C.
Fig. 64, 65, 66, 67, 67^1, 68 u. 69. Querschnitte durch einen und denselben Embryo desselben Stadiums.
Fig. 64. Querschnitt durch die Oeffnung der Kopfdrüse. oc. 5, ob. C.
Fig. 65. Querschnitt durch die Kopfdrüse und das Rhynchodäum. Das Ventralganglion und das Dorsalganglion jeder Seite verschmelzen miteinander. oc. 5, ob. C.
Fig. 66. Querschnitt durch die Dorsalcommissur. oc. 5, ob. C.
Fig. 67. Querschnitt durch den Anfang der Ventrallängsstämme. Anlage des Dorsalnerven. oc. 5, ob. C.
Fig. 67^1. Anlage des Dorsalnerven bei stärkerer Vergrösserung. oc. 3, ob. E.
Fig. 68. Querschnitt aus dem hinteren Fünftel des Körpers. oc. 5, ob. C.
Fig. 69. Querschnitt nahe dem Hinterende des Körpers. oc. 5, ob. C.
Fig. 70. Der lebendige Embryo, 7 Tage alt. oc. 4, ob. A.
Fig. 71. Frontalschnitt durch einen Embryo desselben Stadiums. oc. 3, ob. E.
Fig. 72. Querschnitt durch das Gehirn. Die definitive Dorsalcommissur (*De*^{1}.) entsteht durch Verschmelzung der Dorsalganglien. oc. 5, ob. C.

II. Die Entwicklung von Drepanophorus spectabilis (Quatrf.)

Fig. 73. Länglich ovales Ei im Längsschnitte. oc. 5, ob. A.
Fig. 74. Schnitt durch eine Blastula von 16 Blastomeren. oc. 4, ob. A.
Fig. 75. Querschnitt durch eine Blastula von 32 Blastomeren. oc. 2, ob. C.
Fig. 76. Längsschnitt durch eine weiter gefurchte Blastula. oc. 5, ob. A.
Fig. 77. Sagittalschnitt durch eine ältere Blastula. oc. 2, ob. C.
Fig. 78. Querschnitt durch eine etwas vorgeschrittene Blastula. oc. 2, ob. C.
Fig. 79. Laterallängsschnitt durch eine weit vorgeschrittene Blastula, alle drei Keimblätter sind oberflächlich angelegt. oc. 2, ob. C.
Fig. 80. Querschnitt durch eine Blastula in demselben Stadium. Die vorderen Mutterzellen des Körpermesoderms sind getroffen. oc. 2, ob. C.
Fig. 81. Laterallängsschnitt durch eine junge Gastrula. oc. 2, ob, C.
Fig. 82. Laterallängsschnitt durch eine junge Gastrula. oc. 5, ob. A.
Fig. 83. Sagittalschnitt durch eine vorgeschrittene Gastrula. oc. 5, ob. A.
Fig. 84. Schrägsagittalschnitt durch eine Gastrula. oc. 2, ob. C.
Fig. 85. Abschnitt von einer Gastrula, in toto. oc. 5, ob. A.
Fig. 86. Laterallängsschnitt durch einen jungen bewimperten und rotirenden Embryo. Bildung des Ventralmesodermstreifens. oc. 2, ob. C.
Fig. 87. Frontalschnitt durch einen Embryo desselben Stadiums. Anlagen der Ventralganglien. oc. 5, ob. A.
Fig. 88. Frontalschnitt durch denselben Embryo. Anlagen der Dorsalganglien. oc. 5, ob. A.
Fig. 89. Sagittalschnitt durch einen weiter entwickelten Embryo. oc. 4. oc. C.
Fig. 90. Der frisch ausgeschlüpfte lebendige Embryo. oc. 4, ob. A.
Fig. 91. Sagittalschnitt durch einen frisch ausgeschlüpften Embryo. oc. 3, ob. C.
Fig. 92. Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo. oc. 3, ob. C.
Fig. 93. Laterallängsschnitt durch einen etwas älteren Embryo als der vorgehende, oc. 3, ob. C, bei dem etwas ausgezogenen Mikroskoptubus.
Fig. 94. Sagittalschnitt durch den Embryo, 3 Tage alt. oc. 2, ob. C.
Fig. 94[1]. Theil eines Schnittes durch den Blastoporus von anderem Embryo in demselben Stadium. oc. 2, ob. C.
Fig 95, 96, 97 u. 98. Querschnitte durch einen und denselben Embryo, der 4 Tage alt ist.
Fig. 95. Querschnitt durch die Dorsal- und Ventralganglien. oc. 3, ob. C.
Fig. 96. Querschnitt durch den Anfang der Ventrallängsstämme. oc. 3, ob. C.
Fig. 97. Querschnitt durch die Dorsalcommissur. oc. 3, ob. C.
Fig. 98. Querschnitt durch den Hinterrand des Blastoporus. oc. 3, ob. C.

Fig. 99, 100 u. 101. Querschnitt durch einen und denselben Embryo, der etwas älter ist als der vorgehende. oc. 3, ob. C.
Fig. 99. Querschnitt durch den Vorderrand des Mundes.
Fig. 100. Ventralhälfte eines Querschnittes hinter dem Munde. Quercommissur.
Fig. 101. Durch den Hinterrand des Blastoporus (Ventralhälfte).
Fig. 102. Sagittalschnitt durch einen Embryo, 5 Tage alt. oc. 3, ob. C.
Fig. 103. Frontalschnitt durch den Embryo in demselben Stadium. oc. 3. ob. C.
Fig. 104. Querschnitt durch das Cerebralorgan (Theil-Querschnitt). oc. 5, ob. C.
Fig. 105. Frisch abgelegtes Ei einer Metanemertine. Das Chorion hat das Mikropile. oc. 4, ob. A.

Knorpelentzündungsbilder.

Von

Dr. **Georg Kapsammer,**

Assistent a. d. Lehrkanzel für allgem. u. experim. Pathologie in Wien.

Hierzu Tafel XXIV.

Ein Nebenprodukt einer Arbeit über Knochenentzündung ist es, das ich in den folgenden Zeilen zur Kenntniss bringe. Es handelt sich um ein eigenthümliches tinktorielles Verhalten.

Methode: Der Entzündungsreiz wurde an vier Tibien (zweier Thiere) mittels Bindfäden gesetzt, welche sich 72 und 48 Stunden in Bouillonkulturen von Staphylokokkus pyogenes aureus befanden.

1. Bei einem $2^1/_2$ Monate alten Kätzchen wurden die Fäden mittelst schwach gekrümmter Nadeln an der oberen Diaphysengrenze durch die Tibien gezogen.

2. Bei einem halbgewachsenen Kaninchen wurden die Entzündungsreize in gleicher Weise an der unteren Diaphysengrenze

beider Femora angebracht. — Tod des ersten Thieres nach drei, des zweiten nach fünf Tagen. Fixirung in Sublimat-Pikrinsäure, Härtung in Alkohol, Entkalkung in einem Gemische von 4 Raumtheilen Acidum nitricum concentratum purum und 96 Raumtheilen 95 % Alkohol, Färbung in Hämatoxylin und Eosin.

Beschreibung: Bei dem unter 1. genannten Kätzchen kam der Faden an der linken Tibia über die knorpelige Epiphysenfuge zu liegen. Durch diese erstreckt sich ein mit Eiter erfüllter Spalt, der an der Peripherie — soviel die durchsuchten Schnitte zeigten — geschlossen war. Während nun die Knorpelgrundsubstanz der Peripherie, welche nicht in unmittelbarer Berührung mit dem Eiterherde ist, wie normal, blau gefärbt erscheint, ist der Knorpel da, wo er den Spalt unmittelbar begrenzt, mit Eosin roth gefärbt. Die Zahl der Knorpelzellen in unmittelbarer Nähe des Spaltes ist vielfach bedeutend vermehrt. An der Peripherie sind mikroskopische Knorpelabscesse sichtbar. Die Kerne der Knorpelzellen in unmittelbarer Nähe des Eiterherdes erscheinen roth gefärbt.

An der rechtsseitigen Tibia kam der Faden in die Mitte der knorpeligen Epiphysenfuge zu liegen (siehe Abbildung Taf. XXIV A). Auf Längsschnitten durch den Knochen ist nun die Knorpelgrundsubstanz im mittleren Drittel der Epiphysenfuge roth, während ihr erstes und letztes Drittel blau gefärbt erscheinen. Verfolgen wir den Knorpel der Epiphysenfuge von der Peripherie her gegen den Eiterherd, so finden wir die zwischen den Zellreihen liegenden Streifen von Grundsubstanz die blaue Färbung allmählich verlieren, theils ungefärbt, theils blass rosa (a). Nur die den Zellen unmittelbar anliegenden Ringe von Grundsubstanz erscheinen theilweise noch tief blau. Rings um den Eiterherd ist die Knorpelgrundsubstanz roth gefärbt (b.). Theilweise zeigt sie hier auch eine fibrilläre Structur (c). Die Zellen erscheinen in den blau gefärbten Theilen geschrumpft in Höhlen liegend, mit Eosin intensiv roth gefärbt, die Kerne nur spärlich sichtbar (d). An der Grenze der Hämatoxylinfärbung füllen die Zellen den Raum, in dem sie liegen, meist vollkommen aus, das Protoplasma ist nicht gefärbt, vereinzelt auch blau[1]),

1) Vielfach ist auch das zwischen Zelle und Grundsubstanz befindliche Celluidin blau gefärbt.

die Kerne deutlich sichtbar, meist ungefärbt. In dem Bereiche der mit Eosin gefärbten Grundsubstanz erscheint das Zellprotoplasma vielfach krümelig aufgelockert, der Kern bläschenförmig, ungefärbt oder bereits roth, vielfach mit blauem Kernkörperchen. Noch näher dem Eiterherde erscheint das Protoplasma sowohl als der roth gefärbte Kern wieder dichter.

Wir finden also in dieser Epiphysenfuge in querer Richtung an den Zellen und Kernen bezüglich ihrer Form dieselben Veränderungen, die wir regelmässig an der Verknöcherungsgrenze, aber der Längsrichtung nach sehen.

Bereichert wird das Bild noch dadurch, dass Knorpelhöhlen, vereinzelt sowohl als auch Reihen von solchen, mit einer grösseren Anzahl (5—20) blauer Kerne erfüllt sind (e).

Auch in nahe gelegenen Knochenbalken sind die Zellkerne roth gefärbt (f.). Endlich finden sich vereinzelt Zellen mit zwei Kernen, von denen der eine roth der andere blau gefärbt erscheint.

Bei dem unter 2. genannten Kaninchen kam der Faden links unmittelbar über die Epiphysenfuge, rechts weiter von ihr entfernt in den obersten Theil der Epiphyse zu liegen. Links ist eine mächtigere Eiterung, die sich in das Gelenk erstreckt. Hier erscheint die knorpelige Epiphysenfuge bis auf einen Rest an der Peripherie roth gefärbt. Desgleichen die Knorpelreste in den jungen Knochenbalken. Die Epiphysenfuge der anderen Seite ist blau gefärbt mit Ausnahme des vordersten Theiles, in dessen Nähe eine grössere Eitermasse liegt.

Gleiches oder ähnliches beobachtete ich noch in einigen anderen Fällen, die ich jedoch hier nicht aufzählen will, um die Sache nicht ungebührlich auszudehnen.

Allgemeines: Die Knorpelgrundsubstanz färbt sich im allgemeinen mit Hämatoxylin sehr gut. Vor allem der jugendliche Knorpel, also der Knorpel des Embryo und der wuchernde Knorpel des jungen und alten Individiums besitzt diese Eigenschaft in hohem Grade. Während sich die äussere Lage des Gelenkknorpels bei halbgewachsenen Thieren mit Eosin färbt, ist gerade die knorpelige Epiphysenfuge durch ihre starke Hämatoxylinfärbung ausgezeichnet. Noch stärker blau färben sich immer jene Reste von Knorpelgrundsubstanz, welche von jungem Knochen-

gewebe eingerahmt, von der Verknöcherungsgrenze in den Markraum hineinragen.

Die beschriebene Rothfärbung der Knorpelgrundsubstanz an einer Stelle, wo sonst bei noch nicht vollendetem Wachsthume immer eine Blaufärbung erscheint, sowie die Rothfärbung der Kerne dürften ein Ausdruck von Veränderungen sein, die in dem Gewebe unter dem Einflusse des entzündlichen Reizes vor sich gehen. Dass vereinzelt in Zellen ein Kern roth, der andere blau gefärbt erscheint, sei hier nochmals als Curiosum erwähnt [1]).

Geschichtliches: Spina[2]) beobachtete in dem Giessbeckenknorpel des Pferdes zweierlei Knorpelarten: einen weissen, der sich mit Eosin und einen gelben, der sich mit Hämatoxylin färbt. Aehnliche Verhältnisse fand Spina auch im Gelenkknorpel von Greisen und in der Spina scapulae neugeborener Hunde. Derselbe Autor beobachtete [3]) an dem knorpeligen Ueberzuge des Humeruskopfes erwachsener Frösche, ebenso wie im Skleraknorpel der Fische, Knorpelzellen getrübt mit verschwommenem Kerne, mit einem Protoplasma, das mehr oder weniger der Grundsubstanz ähnlich, die Eosinfärbung unvollkommen, wohl aber die Hämatoxilinfärbung annimmt. Aehnliche Verhältnisse findet Spina in den Zellreihen an der Verknöcherungsgrenze jugendlicher Menschenknochen, die ihr Wachsthum bereits vollendet haben und schliesst daraus einen Uebergang von Zellen in Grundsubstanz.

Stricker hat in seiner Arbeit mit Norris[4]) darauf aufmerksam gemacht, dass sich das Zellprotoplasma der entzündeten Hornhaut mit Goldschlorid dunkler färbt.

Friedrich A. Hoffmann[5]) beobachtete, dass sich in

1) Nach Vollendung dieses Aufsatzes erhalte ich von Herrn Dr. Hans Rabl, Assistent am histologischen Institute in Wien, ein Präparat der Leber eines Gehängten. In dem Lebergewebe, das leichte pathologische Veränderungen zeigt, befinden sich Gruppen von Zellen, deren Kerne mit Eosin gefärbt sind, vereinzelt auch solche mit zwei Kernen, von denen der eine roth, der andere blau gefärbt ist.

2) „Beiträge zur Histologie des hyalinen Knorpels." Medizinische Jahrbücher 1886.

3) „Untersuchungen über die Bildung der Knorpelgrundsubstanz." Sitzungsbericht der Akademie der Wissenschaften. Bd. 81—82, 3. Abth.

4) „Studien aus dem Institute für experimentelle Pathologie in Wien." 1869 I.

5) „Ueber Eiterbildung in der Cornea". Virchow's Archiv 1868.

der entzündeten Cornea Theile des Zellprotoplasmas mit Carmin stärker färben.

Unna[1]) fand, dass sich in gewissen Geweben, die in Alkohol gehärtet, nicht mit Metallsäuren behandelt, in polychromem Methylenblau gefärbt und nachher mit Tannin differenzirt wurden, nicht alle Kerne blau, sondern manche violett färben. Ebenso färben sich nach Angabe des Autors bei der Wasserblau-Safraninmethode und bei der Haematein-Fuchsinmethode Kerne mit Safranin und Fuchsin roth. Unna findet solche Kerne reichlich bei allen chronischen Entzündungsprozessen, in Geschwülsten und normal in subkutanen Gewebe. Gegenüber den sich blau färbenden, den basischen, bezeichnet sie Unna als „saure Kerne" und hält sie für „steril".

F. Hermann[2]) berichtet, dass die normalen „ruhenden" Kerne nach Fixirung in Flemming'schem Gemisch unter Anwendung einer combinirten Tinktion mit Safranin-Gentianaviolett die Nucleolen roth, das Chromatingerüst scharf violett gefärbt zeigen. Verfällt nun der Zellkern der Atrophie, so bemerkt man eine Vermehrung der sich roth färbenden Kernsubstanz auf Kosten der violetten. Der Kern wird mit rothen tropfenförmigen, auch zackigen Gebilden erfüllt, welche Flemming „chromatolytische Figuren" nennt. Auch die säulenförmig angeordneten Knorpelzellen an der Verknöcherungsgrenze bilden einen Fundort für solche Kerne.

Dieselben Veränderungen findet Hermann auch an den Kernen von Drüsenzellen während der Sekretion. Der Kern der sekretgefüllten Drüsenzelle besteht aus derben rothen Chromatinbrocken. Die Betheiligung des Kernes an der Sekretion ist aber eine aktive. F. Hermann schliesst seine Ausführungen: „So dürfen wir denn das Auftreten sogenannter chromatolytischer Figuren gleichsam als einen Wendepunkt im Leben der Zelle betrachten, der auf der einen Seite der Zelle einer gewissen Senescenz (rothe Blutkörperchen) oder dem Tode (verhornte Epithelien, Granulosazellen, etc.) entgegenführt, während er auf der anderen Seite (Drüsenzellen) neue kräftige Lebensäusserungen

1) „Zur Kenntniss der Kerne." Monatshefte für praktische Dermatologie 1895, Nr. 11.

2) „Ueber regressive Metamorphosen des Zellkernes." Anatomischer Anzeiger 1888.

einzuleiten bestimmt ist.“ Ich frage nun: Was bedeuten die chromatolytischen Figuren an den säulenförmig angeordneten Knorpelzellen der Verknöcherungsgrenze? Bedeuten sie hier den Tod derselben oder sind sie das Zeichen, dass diese Zellen „neuen kräftigen Lebensäusserungen“ entgegengehen, etwa der Produktion von Markzellen?

Erklärung der Abbildung auf Tafel XXIV.

Es ist nur die den Entzündungsreiz auf der einen Seite begrenzende Knorpelparthie abgebildet, da die Verhältnisse auf beiden Seiten die gleichen sind.

A. Begrenzung des Loches, das durch den Faden in der Knorpelfuge gesetzt wurde.

B. Grenze des sich normal verhaltenden Knorpels.

C. Grenze des epiphysären Markraumes.

D. Grenze des diaphysären Markraumes.

a. Die Grundsubstanz verliert die Hämatoxylinfärbung und nimmt allmählich die Eosinfärbung an.

b. Eosinfärbung der Knorpelgrundsubstanz um den Eiterherd.

c. Fibrilläre Structur der Knorpelgrundsubstanz.

d. Geschrumpfte Zellen.

e. Knorpelzellhöhlen mit mehreren Kernen.

f. Knochenbalken mit roth gefärbten Kernen.

Ueber das Epitrichium des Hühnchens.

Von

B. Rosenstadt in Wien.

Hierzu Tafel XXV.

Die vorliegende Arbeit bildet einen Abschnitt meiner Untersuchungen über den Verhornungsprocess, die ich vor mehreren Jahren (1890) angestellt habe und deren Publication aus vielfachen äusseren Gründen hinausgeschoben wurde.

Das Epitrichium des Hühnchens bietet manche interessante Eigenthümlichkeiten, die bis jetzt nicht genügend aufgedeckt worden sind.

Das massenhafte Auftreten von Keratohyalin in den Epitrichialzellen, welches wir besonders in den älteren Stadien der Entwicklung beobachten, gab mir unter anderem Veranlassung, den Bau und das Schicksal des Epitrichiums näher zu studiren. Da mir vom Epitrichium des Schnabels, der Schuppen und der übrigen Epidermis nahezu sämmtliche Stadien der Entwicklung zur Verfügung standen, so war ich in der Lage, Schritt für Schritt das Auftreten des Keratohyalins, seine Vermehrung und seine weiteren Veränderungen verfolgen zu können, da diesbezügliche Angaben in der Literatur nicht ganz befriedigen, obwohl seit der Veröffentlichung der classischen Untersuchungen von Waldeyer[1]) eine grosse Anzahl von Autoren sich mit der Keratohyalinfrage beschäftigte.

Da den Vorgängen bei der Verhornung von Epithelzellen in vielen Fällen eine keratohyaline Degeneration derselben vorausgeht, so war es ja auch von grossem Interesse, zu erfahren, was mit den Epitrichialzellen, in denen so massenhaft Keratohyalin auftritt, geschehe.

Aber auch darüber, welche embryonale Epidermisschichten wir eigentlich als Epitrichium in Anspruch zu nehmen haben, bietet die Literatur nicht genug Klarheit, und die Frage, welche Bedeutung demselben zukommt, wurde, meines Wissens, gar nicht in Erwägung gezogen.

Am Tag der Entwicklung, mit dem meine Untersuchungen beginnen, beobachten wir den sich entwickelnden Schnabel in Form eines kleinen Höckers. Schnitte durch die hintere Partie desselben zeigen noch sehr primitive Verhältnisse, indem seine dorsale und ventrale Bekleidung nur aus zwei Zelllagen zusammengesetzt ist. (Taf. XXV, Fig. 1.)

Unterhalb der äussersten Epidermisschicht sehen wir, die Schnitte von hinten nach vorn verfolgend, eine Gruppe von Zellen, die zunächst nur auf den mittleren dorsalen Theil beschränkt ist.

---

1) Waldeyer, Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn. Sonderabzug aus der Festschrift für Jacob Henle. Bonn 1882.

Weiter nach vorn legen sich diese Zellen zu Schichten an, die sich auf den ganzen dorsalen Abschnitt des Schnabels auszudehnen beginnen und eine Gesammtdicke von 0,04—0,06 mm besitzen, während sie im vordersten Theil des Schnabels, wo ihre Zahl vermehrt ist, eine solche von 0,1 mm erreichen.

Betrachten wir diese Zellen in der hinteren Partie des Schnabels, wo sie verhältnissmässig klein sind und theils eine runde, theils eine polygonale Form besitzen, so sehen wir, dass das Protoplasma derselben nur hier und da vereinzelte kleine Keratohyalinkörner enthält. Je mehr man sich aber dem Vorderende des Schnabels nähert, desto zahlreicher und grösser werden die letzteren, und in erster Linie ist es die Kernwandung, an der sie sich anzusammeln pflegen. In dem verhältnissmässig grossen Kerne, der in der Regel concentrisch gelagert ist, ist das Kerngerüst nicht erhalten, sowohl in den Zellen, in denen das Keratohyalin schon aufgetreten ist, als in solchen, die desselben noch entbehren. Vielleicht ist dieser Umstand der Conservirung zuzuschreiben, die ich übrigens selbst nicht vorgenommen habe.

Wenn man die Zellen nach dem Vorschlage von Zander mit Methyleosin färbt, so bemerkt man in den Kernen mehrere Körperchen, die sowohl optisch, als der Form nach sich genau so wie die Keratohyalinkörner verhalten. Wendet man dagegen Doppelfärbungen an, so nehmen sie nur die basischen Farbstoffe auf. Es fragt sich nun, haben wir es hier mit Keratohyalin oder mit der chromatischen Substanz zu thun? Diese Frage ist sehr leicht zu entscheiden. Keratohyalin löst sich bekanntlich im Gegensatz zu Nuclein in Alkalien auf. Lässt man auf solche Zellen Kalilauge einwirken, so löst sich das Keratohyalin in kurzer Zeit auf, während die Körperchen in den Kernen völlig intact bleiben. Es dürfte sich also hier offenbar um nichts anderes als um Chromatin handeln.

Am achten Tag der Entwicklung zeigt das Epitrichium keine auffallenden Veränderungen. Nur am vorderen Ende des Schnabels vermehrt sich die Zahl der Zelllagen, so dass seine Dicke ca. 0,15 mm beträgt. In den Zellen findet man schon in der hinteren Partie des Schnabels kleinere Keratohyalinkörner, während sie am Vorderende nicht nur an Zahl, sondern auch an Grösse zunehmen, und hauptsächlich sind es wiederum die Kernwandungen, an denen sie sich ansammeln. Die Kerne bieten

sowohl ihrer Färbbarkeit als ihrer Grösse nach keinerlei Veränderungen.

An einem neuntägigen (Taf. XXV, Fig. 2) Embryo schwankt, wie das auch in den späteren Stadien der Entwicklung in noch grösserem Masse der Fall ist, die Zahl der Zelllagen und somit die Dicke des ganzen Epitrichiums ausserordentlich. Es hängt das hauptsächlich, wie es scheint, vom Wachsthum der Anlage des sog. Eizahnes ab. Am vordersten Abschnitte des Schnabels, wo der letztere ausserordentlich dick ist, beträgt die Dicke des Epitrichiums kaum 0,02 mm, nach hinten zu dagegen, mit der Abnahme der Dicke der Eizahnanlage — 0,05 mm und dort, wo der letztere ganz fehlt — 0,08 mm. Schon an der hinteren Partie des Schnabels findet man ziemlich grosse Keratohyalinkörner sowohl im Protoplasma als um den Kern herum gelagert. In vorderer Partie findet man manchmal um den letzteren so grosse Körner, dass sie ihn gänzlich verdecken, so dass es den Anschein hat, als ob der Kern ganz fehlen würde. Dem ist aber durchaus nicht so. Man überzeugt sich leicht davon in der Weise, dass man auf solche Zellen Kalilauge einwirken lässt. Das Keratohyalin schwindet, und der Kern wird dann sichtbar.

Am zehnten und elften (Taf. XXV, Fig. 3) Tage der Entwickelung sind schon die Zelllagen des Epitrichiums auf die ganze Circumferenz des Schnabels ausgedehnt. Ihre Dicke beträgt im dorsalen vorspringenden Theil 0,1—0,175 mm, während sie am elften Tage eine solche von 0,225 mm erreicht. Das rührt daher, dass die Zahl der Zelllagen vermehrt und die Zellen selbst vergrössert werden. Die verschieden grossen Keratohyalinkörner findet man sowohl im Protoplasma als um den Kern herum gelagert. Der letztere hat im Vergleiche zu den früheren Stadien bedeutend an Grösse abgenommen, er behält jedoch seine bläschenförmige Gestalt und die lebhaft gefärbten Chromatinkörner.

In den folgenden Stadien der Entwickelung bis zum achtzehnten Tage erreicht das Epitrichium stellenweise eine Dicke von 0,02—0,03, was wiederum einerseits der Vermehrung der Zahl der Zelllagen, andererseits dem Umstand zuzuschreiben ist, dass die Zellen an Grösse beträchtlich zunehmen.

Vom zwölften bis zum vierzehnten Tag der Entwicklung (Taf. XXV, Fig 4) schreitet die Vermehrung des Keratohyalins

fort. Die Zellen werden von grossen Körnern ausgefüllt und besonders stark angehäuft sind sie im mittleren dorsalen Abschnitt des Schnabels. In seitlichen Partien des Schnabels sind die Zellen kleiner und etwas abgeflacht, wobei auch der Gehalt an Keratohyalin ein geringerer ist.

Am 15. und 16. Tag der Entwicklung (Taf. XXV, Fig. 5 u. 6) gestaltet sich der Inhalt der Zellen noch reichlicher. In manchen Abschnitten des Epitrichiums, besonders im medianen, sind sie so massenhaft angehäuft, dass man kaum die Zellgrenzen wahrnehmen kann und das Ganze macht den Eindruck, als ob eine körnige Masse vorliegen würde. In vielen Zellen verschmelzen die Körner miteinander und es entstehen dadurch Riesenkörner, die beinahe den ganzen Zellleib ausfüllen (Taf. XXV, Fig. 6, 7 *Kh.*). Andererseits wiederum sieht man um den Kern herum Riesenkörner, während der übrige Zellleib vollständig leer ist.

Die Beschreibung, die ich bis jetzt von den Zellen und deren Inhalt gegeben habe, ist gewissermaassen nur ein Durchschnittsbild von dem Gesehenen. Schon ein Blick auf die Abbildungen lehrt, dass die Zellen nicht nur in Bezug auf die Grösse, aber auch in Bezug auf den Inhalt ausserordentlich variiren. Sogar in einem und demselben Entwicklungsstadium bekommen wir Zellen von variabler Grösse und variablem Inhalt zu Gesicht. Es lässt sich jedoch behaupten, dass die Zellen die Tendenz besitzen, sich ausserordentlich zu vergrössern und ihr Inhalt sich reichlicher zu gestalten.

Hand in Hand mit der Vermehrung des Keratohyalins und der Vergrösserung der Epitrichialzellen geht auch der Kern beträchtliche Veränderungen ein, die hauptsächlich darin bestehen, dass er successive seine bläschenförmige Gestalt verliert, kleiner wird, und schliesslich bleibt von demselben nur ein kleines Chromatinklümpchen zurück. Das findet man schon am 15. Tage der Entwicklung. Der Kernrest hat in diesem, sowie in den folgenden Stadien eine sehr wechselnde Gestalt. Sehr oft findet man deren zwei bis drei, die manchmal durch eine Brücke mit einander verbunden sind, manchmal jedoch kommen sie ganz entfernt von einander zu liegen (Fig. 6, 7). Es findet also, wie wir sehen, ein Zerfall des Kernrestes in mehrere Theile statt. Ich muss aber ausdrücklich betonen, dass wir es hier keineswegs mit Keratohyalinkörnern, sondern zweifellos mit Kernbestandtheilen zu thun haben.

Obwohl die Vermehrung des Keratohyalins bis zum 18. Tag der Entwicklung vor sich geht, so beobachtet man schon an 15tägigen Hühnchen in manchen Zellen eine Rückbildung des Keratohyalins, welche am 18. Tag der Entwicklung eine grössere Anzahl von Zellen aufweist und von da ab successive das gesammte Epitrichium betrifft.

Bei der Rückbildung des Keratohyalins scheinen sowohl morphologische als chemische Veränderungen vor sich zu gehen, die darin bestehen, dass die Körner den Farbstoff nicht mehr aufnehmen, sich abflachen, matter werden, bis sie schliesslich ganz verschwinden. Nach dem Schwinden der letzteren bleiben im Innern der Zelle kleinere und grössere von feinen Contouren begrenzte netzartige Räume zurück (Taf. XXV, Fig. 9 *Ntz.*) ähnlich denen, die Waldeyer nach künstlicher Verdauung des Keratohyalins in den Zellen beobachtet hat und die man auch nach Behandlung der Zellen z. B. mit Kalilauge wahrnimmt.

Das Netzwerk ordnet sich um den Kernrest an, welcher manchmal von einem kleinen lichten Hof umgeben erscheint. Derselbe lässt sich mitunter auch an den früheren Stadien der Entwicklung beobachten, wo der Kern noch seine bläschenförmige Gestalt bewahrt hat. Es ist das aber durchaus keine constante Erscheinung.

Die Maschen des Netzwerkes schwinden dann im Laufe der weiteren Entwicklung und es bleiben dann blasenförmige Zellen zurück, die ganz an diejenigen erinnern, die Zander[1] am Nagel, Kölliker[2] und Bowen[3] auf der Gesammtoberfläche menschlicher Embryonen beschrieben haben.

An den übrigen Körperstellen, wie z. B. an den Schuppen der Läufe und der Zehen erreicht das Epitrichium im Laufe der ganzen Entwicklung nie eine solche Dicke, wie am Schnabel: es kommen hier höchstens zwei Zelllagen vor. Während die Epitrichialzellen am Schnabel ein mehr cubisches Epithel darstellen, sind die Zellen hier mehr abgeflacht, und damit im Zusammenhang dürfte es auch stehen, dass die Keratohyalinkörner

1) R. Zander, Untersuchungen über den Verhornungsprozess. I. Mittheilung. Die Histogenese des Nagels beim menschlichen Foetus. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung 1886.

2) Kölliker, Die Entwicklung des menschlichen Nagels. Zeit. für wissenschaftl. Zoologie Bd. 47, 1888.

3) J. T. Bowen, The epitrichial Layer oft the human Epidermis. Anatomischer Anzeiger, IV. Jahrgang, 1889.

nicht wie in jenen übereinander und untereinander gelagert sind, sondern sie sind, besonders in den älteren Stadien der Entwicklung, mehr flach und gleichmässig im Protoplasma vertheilt, von welchem nur die Ränder verschont bleiben. Wenn man eine derartige Epitrichialzelle von der Oberfläche aus betrachtet, so hat man den Eindruck, als ob eine gleichmässig vertheilte Keratohyalinmasse wie von einem Rahmen umgeben wäre, dessen Leisten eben die keratohyalinfreien Protoplasmaränder bilden (Taf. XXV, Fig. 8.). Der Kern verliert auch hier seine bläschenförmige Gestalt und der Rest desselben, der bedeutend grösser ist als in den Epitrichialzellen des Schnabels, nimmt ebenfalls eine verschiedenartige Gestalt an: auch hier kommen Theilungen und Abschnürungen vor und oft sieht ein derartiger Kernrest den Kernen der polynuclearen Leukocyten sehr ähnlich.

Nach dem bis jetzt Mitgetheilten erübrigt mir noch auf die Angaben von Fromm a n n[1]) einzugehen, der nebenbei gesagt, der einzige Forscher war, der sich mit dem Bau der embryonalen Epidermis des Hühnchens in den letzten Bebrütungstagen näher beschäftigte. Fromm a n n unterscheidet in der Epidermis des Hühnchens zweierlei Zellen, Körnerzellen und Netzzellen.

Die mannigfach gestalteten Körner der ersteren sollen durch Fäden von wechselnder Feinheit zusammenhängen, welche die zwischen ihnen, wie zwischen den Stäbchen und strangförmigen Gebilden befindlichen schmalen und hellen Spalten durchsetzen. Hier und da bleiben aber zwischen den Körnern grosse rundliche oder ovale Lücken frei, die bald nur dem Raum entsprechen, welche 1—2 Körner einnehmen, bald grösser sind, Form und Grösse eines Kernes, aber nicht dessen Charakter besitzen. Den grösseren und kleineren Lücken fehlt eine eigene Begrenzung ganz, sie enthalten blasse und feine Körnchen und Fäden, die sich in die Spalten hineinerstrecken, welche die umschliessenden Körner von einander trennen und den Körnchen und Fäden gleichen, welche in der ganzen Ausdehnung der Zellen in diesen Spalten sichtbar sind. Von einem Kern ist auch nach der Carmin- und Hämatoxylinfärbung nichts wahrzunehmen. „Die einzelnen

1) C. Fromm a n n, Untersuchungen über Structur, Lebenserscheinungen und Reactionen thierischer und pflanzlicher Zellen. Jenaische Zeitschrift Bd. XVII, 1884, ferner: Ueber die Epidermis des Hühnchens in der letzten Woche der Bebrütung. Ebendaselbst p. 941—945.

Felder (der Körnerzellen) werden von einander getrennt nicht durch Membranen, sondern durch meist derbe und glänzende, geradlinige oder etwas bogenförmig verlaufende Fasern, Grenzleisten, welche durch ihre Anastomosen die Felder einschliessen und in welche Bälkchen und Fäden des Zellinnern sich in wechselnder Zahl einsenken. Die Abgrenzung der Felder ist ziemlich häufig unvollständig, indem in den Grenzleisten kleinere und grössere Lücken auftreten, durch welche Fäden und Stränge von einer Zelle zur anderen ziehen, und mitunter fehlt eine der Grenzleisten der Felder ganz."

Diese Angaben, denen keine Abbildungen beigegeben waren, waren ziemlich schwer verständlich. Ich wandte mich deshalb brieflich um Aufklärung an Prof. C. Frommann. In einem Brief (12. X. 1890) wies derselbe nur darauf hin, dass er am Schnabel des Hühnchens Körnerzellen und Netzzellen nicht gefunden habe, sondern nur an den Schildern des Laufs und der Zehen, auf welche sich seine Beschreibung bezieht. Da ich aber zwischen dem Epitrichium des Schnabels und demjenigen der Schilder keine prinzipiellen Unterschiede habe nachweisen können, so schien mir diese Angabe nicht ganz zutreffend zu sein. Prof. C. Frommann hatte nachher (30. XI. 1890) die Freundlichkeit, mir ein Präparat einzusenden, welches einigermaassen den Sachverhalt aufklärte.

Die Beschreibung der Körnerzellen bezieht sich offenbar auf die Keratohyalinkörner, deren Natur Frommann nicht erkannt zu haben scheint. Er hielt sie nämlich für einen besonderen Ausdruck des Protoplasmabaues und den ganzen von ihnen eingenommenen Raum in der Zelle für den Zellleib, übersah aber dabei, dass die vom Keratohyalin freien Zellränder noch zur Zelle selbst gehören und daher die irrtümliche Angabe, dass die einzelnen „Felder" durch „Grenzleisten" von einander getrennt werden (Taf. XXV, Fig. 8). Die Lücken, die Frommann zwischen den Körnern beschreibt, sind nichts anderes als die vom Keratohyalin freien Protoplasmaräume. Die Angabe, dass der Kern in den Körnerzellen nicht nachweisbar, ist nicht richtig. Den Kern resp. Reste desselben konnte ich immer nachweisen, selbst in den Zellen, in denen das Keratohyalin schon verschwunden war.

Von was für „Lücken" in den Grenzleisten sowie Fäden

die von einer Zelle zur anderen ziehen, Frommann spricht, konnte ich nicht ermitteln.

Zieht man, wie es Frommann angiebt, mit der Pincette oder mit der Nadel die äussersten Schichten der Schuppe ab, so zieht man gewöhnlich nebst den Körnerzellen auch die darunter liegenden Zellen der Anlage des Stratum corneum, die ausserordentlich flach und von feinen Fasern durchzogen sind, mit. Liegt eine derartige Schicht den Körnerzellen an, so ist das leicht zu übersehen und man gewinnt dadurch den Eindruck, als ob die Fäserchen in den letztgenannten Zellen selbst sich befänden. Erst bei entsprechender Einstellung kann man sich von dieser Täuschung überzeugen und derselben dürfte auch Frommann unterlegen sein.

Die „Netzzellen" Frommann's sind aber nicht mit denjenigen identisch, die ich nach dem Schwund des Keratohyalins beschrieben habe, sondern dürften den in Verhornung begriffenen Epidermiszellen entsprechen.

Zwischen dem fünfzehnten und sechszehnten Tage der Entwicklung erreicht das Wachsthum des Epitrichiums am Schnabel seinen Höhepunkt und zu derselben Zeit, wie bereits erwähnt, beginnt die Rückbildung des Keratohyalins.

Ist das geschehen, so wird das Epitrichium, wie das bereits Gardiner[1]) angab, abgestossen, und zwar theilweise noch während des embryonalen Lebens, theilweise nach dem Auskriechen aus dem Ei. An den Schuppen geht das Epitrichium später verloren: so konnte ich dasselbe im Gegensatz zu der Angabe von C. Kerbert, nach welcher es sich am 23. Tag der Entwicklung abzulösen beginnt, noch an drei Tage alten Hühnchen nachweisen.

Setzt man das Epitrichium, nachdem das Str. corneum gebildet ist, der Verdauung aus, so wird es vollständig verdaut, unterliegt also nicht der Verhornung, trotz der grossen Massen von Keratohyalin, die in dessen Zellen sich befinden.

1) Gardiner, Beiträge zur Kenntniss des Epitrichiums des Vogelschnabels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24, 1885, p. 312.

Wenden wir uns jetzt zu der Frage, woher das Keratohyalin stammt?

Es liegen darüber bereits mehrere Untersuchungen vor, deren Resultate mit wenigen Ausnahmen dahin gehen, dass wir den Kern als die Quelle für die Keratohyalinbildung anzusehen haben.

Wir wollen nun jetzt die Argumente prüfen, die die Autoren für diese Ansicht anführen, die wie ich gleich vorausschicken will, in gewisser Hinsicht eine zutreffende ist.

Einer der ersten, der sich mit dieser Frage beschäftigt hat, war Mertsching[1]. Die Resultate seiner diesbezüglichen Untersuchungen gipfeln in folgenden Sätzen: „Das Keratohyalin ist nicht ein Product sämmtlicher Bestandtdeile der Zelle, sondern allein des Kernes; das Keratohyalin ist ein Product des Kernzerfalles."

Diese Annahme ist höchst wahrscheinlich nur darauf zurückzuführen, dass Mertsching den Kern und die Keratohyalinkörner mit einander verwechselt hat. So findet er im Haarmark „einerseits Zellen, in denen kein Keratohyalintropfen, nur ein Kern vorhanden ist, welcher bei Doppelfärbungen mit Norris-Shakespeare, Weigert's Pikrokarmin und Pikrinsäure roth oder rosa erscheint, andererseits Zellen, in denen man keinen Kern, sondern einen Keratohyalintropfen wahrnimmt, welcher entweder gelb oder blau, bezw. grün gefärbt ist". „Die Keratohyalintropfen in den Markzellen sind in der That kernähnliche Gebilde. Es sind Kerne, die gewissermaassen für den Zerfall vorbereitet sind. Für eine solche Auffassung spricht, abgesehen davon, dass Keratohyalintropfen allein, ohne Kern in den Markzellen sich finden, namentlich auch der Umstand, dass bei einfachen Färbungen die Tropfen vollständig als Kerne imponieren." (!?)

Mir imponieren aber die Argumente Mertsching's in keiner Weise. Färbungsversuche allein ohne weitere mikrochemische Untersuchung und das blosse Aussehen der gefärbten Keratohyalinkörner sind zu schwache Argumente, um die Identität der letzteren mit dem Kern zu begründen. Ein einfacher mikrochemischer Versuch, oder wenigstens die Angabe Waldeyer's[2]), dass das Keratohyalin im Gegensatz zum Nuclein in Alkalien, sowie in kohlensaurem Natron löslich ist, hätte Mertsching eines anderen

1) Mertsching, Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment. Virchow's Archiv Bd. 116, 1889.

2) Waldeyer, l. c. p. 146.

belehren müssen. Im Epitrichium des Hühnchens sah ich übrigens niemals Zellen, in denen der Kern oder ein Kernrest fehlen würde. Bei noch so reichlichem Vorhandensein von Keratohyalin konnte ich immer den Kern nachweisen. Es kommt allerdings manchmal vor, dass der Kern von zahlreichen grösseren Körnern verdeckt wird. Ich griff aber in solchen Fällen zu einem einfachen bereits erwähnten Mittel: ich liess auf solche Zellen Kalilauge einwirken; das Keratohyalin löste sich und der Kern trat hervor.

Einen Zerfall der Kerne in grössere und kleinere unregelmässige Tropfen, wie das Mertsching angiebt, habe ich niemals constatiren können. Wie ich oben angegeben habe, zerfällt manchmal der Kernrest in die älteren Stadien der Entwicklung, in welchen die Zellen schon mit dem Keratohyalin voll gepfropft sind, in zwei bis drei unregelmässig gestaltete, manchmal noch mit einander in Verbindung stehende Abschnitte, die aber nichts mit dem Keratohyalin zu thun haben.

Aber, wenn die Annahme Mertsching's, dass das Keratohyalin dem Zerfall der Kerne seine Entstehung verdankt, auch richtig wäre, wie wäre dann das massenhafte Auftreten des Keratohyalins zu erklären?

Wie Mertsching einerseits das Keratohyalin und den Kern mit einander verwechselt hat, so hat er andererseits das Keratohyalin mit dem Pigment zusammengeworfen. „Pigment in grossen Tropfen imponiert (!!) als Keratohyalin, Keratohyalin in kleinen Tropfen als Pigment. Pigment lässt sich von Keratohyalin, Keratohyalin nicht von Pigment unterscheiden: kurz es lässt sich nicht anders schliessen, als dass dieses Pigment Keratohyalin in feinster Vertheilung ist; nicht etwa jedes Pigment. Es bezieht sich das vielmehr einzig und allein auf das Pigment, welches sich in Horngebilden im körnigen Zustande findet."

Ich habe mich in den letzten Zeiten viel mit dem Pigment beschäftigt; dasselbe wollte mir aber niemals als Keratohyalin imponieren. Einige sehr einfache Versuche mit diesen beiden Körpern zerstreuen sofort diese Illusion.

Posner[1]) findet es ganz auffallend, wie eng das Auftreten des Keratohyalins mit dem Verschwinden des Kernes zusammenfällt und wie ferner stets die ersten deutlichen Keratohyalin-

1) Posner, Untersuchungen über Schleimhautverhornung (Pachydermia mucosae). Virchow's Archiv Bd. 118, 1889.

tropfen in unmittelbarer Nachbarschaft des Kernes erscheinen. „Es ist in der That verlockend, sagt er, daraus zu folgern, dass das Keratohyalin dem Zerfall des Kernes seinen Ursprung verdankt.“ Posner scheint jedoch dieser Ansicht nicht zuzustimmen und nimmt an, dass der Kernsaft bei seinem Austreten ins Protoplasma Gerinnungsproducte erzeugt, die schon in Form der Keratohyalinkörner auftreten. Es handelt sich hier wiederum um eine Annahme, für die gar keine Beweise erbracht wurden; nicht einmal Anhaltspunkte sind angegeben, weshalb speciell dem Kernsaft eine Rolle bei der Keratohyalinbildung vindicirt wurde. Wie wir weiter unten sehen werden, lässt sich kein bestimmter Bestandtheil des Kernes dafür verantwortlich machen, es kommt vielmehr hiebei die Thätigkeit des ganzen Kernes in Betracht.

Von anderen hierher gehörigen Theorien seien noch diejenigen von Selhorst[1]), D'Urso[2]) und Ernst[3]) registrirt.

Selhorst schloss sich, ohne irgendwelche Gründe anzugeben, vollständig Mertsching an: auch für ihn ist das Keratohyalin ein Zerfallproduct des Kernes.

D'Urso fand, dass das Keratohyalin in dem Grade zunahm, als der Kern schwand, so dass er die Entstehung des Keratohyalins aus metamorphosirtem Chromatin für wahrscheinlich hält.

Ernst vertritt die Ansicht, dass kurz bevor das Zellprotoplasma verhornt, „der Kern in Chromatinkörnchen zersplittert. Mit diesem Namen, meint er, würden die Körnchen besser und treffender bezeichnet, als mit Keratohyalin, da sie weder zum Keratin, noch zum Hyalin gehören. Die Menge der Chromatinsubstanz steht nach ihm „regel- und gesetzmässig“ im umgekehrten Verhältniss zu der der Keratohyalinkörner. In der Fingerkuppe jedoch findet er ganz unversehrte Kerne in Zellen, in denen Keratohyalin vorhanden ist und bemerkt hierzu: „ich gestehe, das ist schwer verständlich.“ In der Ansicht von der Identität des Chromatins und des Keratohyalins ist aber Ernst nur auf Grund von Färbungen mit Hämatoxylin gelangt.

Eine ganz abweichende Theorie der Keratohyalinbildung

1) Selhorst, Ueber das Keratohyalin und den Fettgehalt der Haut. Dissertation Berlin 1890, p. 7.

2) D'Urso, citirt nach Ernst.

3) Ernst, Ueber die Beziehungen des Keratohyalins zum Hyalin. Virchow's Archiv Bd. 130, 1892, p. 291 ff.

hat Kromayer[1]) aufgestellt. Nach seinen Untersuchungen entsteht das Keratohyalin aus den Protoplasmafasern durch Zerfall derselben. Ich habe aber die Protoplasmafasern noch zu einer Zeit sehr gut gesehen, in welcher die Zellen mit Keratohyalin schon gefüllt waren, so dass ich die Kromayer'sche Annahme als ganz unzutreffend bezeichnen muss.

Derselbe Autor[2]) lässt aber auch das Pigment aus den Protoplasmafasern entstehen und ist selbstverständlich gezwungen Mertsching zuzustimmen und das Keratohyalin mit dem Pigment zu identificiren, ohne jedoch den Widerspruch zu beheben, der eigentlich zwischen ihm und Mertsching besteht; denn der letztere lässt ja das Keratohyalin und das Pigment aus dem Kern hervorgehen, während Kromayer es aus den Protoplasmafasern ableitet. Ich begnüge mich bloss mit dieser Bemerkung, da ja schon Ehrmann[3]) die Theorien Kromayers hinlänglich beleuchtet hat.

Die Schwierigkeiten, auf die wir bei der Beantwortung der aufgeworfenen Frage stossen, beruhen hauptsächlich darauf, dass unsere Kenntnisse über die Natur und Beschaffenheit des Keratohyalins noch äusserst mangelhaft sind.

Die Angaben Waldeyer's über die Eigenschaften des Keratohyalins sind vollkommen richtig, ebenso richtig ist die Angabe der Autoren, dass sich das Keratohyalin mit Kernfärbemitteln färbt; wir wollen lieber sagen färben kann. In der menschlichen Epidermis z. B. sah ich die Keratohyalinkörner mit Kernfärbemitteln sich tingiren, ebenso in der Wurzelscheide der Haare. In der letzteren konnte ich aber dieselben nach vorheriger Behandlung mit dem Altmann'schen Gemisch mit Säurefuchsin darstellen. Beim Hühnchen färbt sich das Keratohyalin (nach Fixirung in schwacher Chromsäure) ausschliesslich mit sauren Farbstoffen. Es scheint also das Keratohyalin eine sehr veränderliche Substanz zu sein.

Der Umstand, dass sich dasselbe mit Kernfärbemitteln färben kann, kann aber keineswegs als Beweis angesehen werden,

1) Kromayer, Zur pathol. Anatomie der Psoriasis. Archiv für Dermatologie und Syphilis. 1890.

2) Kromayer, Oberhautpigment der Säugethiere. Dieses Archiv Bd. 42.

3) Ehrmann, Die Weigert'sche Fibrinfärbungsmethode etc. Ebendaselbst Bd. 43.

dass es mit dem Chromaten identisch ist oder demselben nahe steht. Das Chromatin zeigt weder die Reactionen des Keratohyalins, noch lässt sich an demselben nach verschiedenartigster Behandlung eine Veränderlichkeit in der Affinität zu den basischen Farbstoffen constatiren.

Trotzdem scheint mir, dass der Kern an der keratohyalinen Degeneration der Zelle theilnimmt. Diese Annahme wird gestützt 1. durch den Umstand, dass das Keratohyalin zuerst und vorwiegend an den Wandungen des Kernes auftritt, 2. dadurch, dass ich auf Körner gestossen bin, von denen man, ohne irre zu gehen, sagen konnte, dass sie aus dem Kern ausgetreten sind: ich konnte nämlich einen Theil eines ausserhalb des Kernes befindlichen Kornes sehr gut in den Kern hinein verfolgen. Das waren allerdings äusserst spärliche Fälle. Der dritte Umstand, der hierbei in Betracht kam, war der, dass ich Keratohyalinkörner auch in der Mitte des Kernes angetroffen habe, eine Beobachtung, die auch Franke[1]) gemacht hat. Auch das sah ich nur sehr selten. Wenn also die angeführten Umstände darauf hinweisen, dass der Kern an der Keratohyalinbildung theilnimmt, so fragt es sich, warum man denn in den Kernen selbst so selten Keratohyalin antrifft? Diese Frage lässt sich, meiner Ansicht nach, durch die Annahme beantworten, dass das Keratohyalin in den Kernen, hauptsächlich in dessen Peripherie sich bildet und gleich an dessen äussere Oberfläche ausgeschieden wird. Wenn man die Kerne der Epitrichialzellen etwa vom siebenten und achten Tage der Entwicklung betrachtet, so sieht man an den Wandungen des Kernes eine Anzahl kleinerer und grösserer Keratohyalinkörner, von denen man manchmal — es ist das zwar ausserordentlich schwer festzustellen — den Eindruck gewinnt, als lägen sie an der inneren Wandung des Kernes.

Mit den erwähnten Umständen in Zusammenhang dürfte es auch stehen, dass der Kern in dem Maasse, als sich das Keratohyalin vermehrt, successive kleiner wird, bis endlich von ihm nur ein kleines Klümpchen zurückbleibt. Der Kern producirt also eine Substanz, welche weder mit dem Chromatin oder Nuclein noch mit anderen bis

1) Franke, Ueber das Atherom, besonders in Bezug auf seine Entstehung. Langenbeck's Archiv Bd. 34. 1887, p. 530.

jetzt bekannt gewordenen Bestandtheilen des Kernes identisch ist. Es handelt sich hier um besonderes Stoffwechselprodukt des Kernes, bei dessen successiver Ausscheidung der Kern in demselben Maasse seine Lebensfähigkeit einbüsst.

Die Erscheinung, dass auch der Kern an der Degeneration, der das Protoplasma unterliegt, theilnehmen kann, steht durchaus nicht vereinzelt da. So wurde eine derartige Betheiligung des Kernes an der schleimigen Degeneration von Lukjanow[1]) und Steinhaus[2]) beschrieben.

In der Schilddrüse, in welcher bekanntlich eine colloide Degeneration unter normalen Verhältnissen vorzukommen pflegt, findet man die Colloidtropfen ebenfalls in der nächsten Nähe des Kernes, und unter pathologischen Verhältnissen nehmen Taruffi und Klebs[3]) eine völlige colloide Degeneration der Kerne an.

Wenn ich zu der Annahme neige, dass sich der Kern an der keratohyalinen Degeneration betheiligt, so kann ich ihn auch allein für das massenhafte Auftreten von Keratohyalin in der Zelle nicht verantwortlich machen. Im noch grösseren Maass scheint mir das Protoplasma daran betheiligt zu sein. Zur Zeit, als um den Kern herum nur vereinzelte Keratohyalinkörner wahrzunehmen sind, kann man in den vom Kern entfernteren Theilen des Protoplasmas winzige Körnchen beobachten, die die Eigenschaften des Keratohyalins besitzen und die keineswegs als vom Kern abstammend bezeichnet werden können, da ihre Entwicklung, wie ich das schon früher beschrieben habe[4]), Schritt für Schritt verfolgt werden kann. Dass auch das Protoplasma Substanzen hervorbringen kann, die sich wie das Keratohyalin unter manchen Umständen mit basischen Farbstoffen tingiren, haben wir ja bereits einige Beispiele, und zwar die sogen. basophilen Granula der

1) Lukjanow, Becherzellen des Salamandermagens. Archiv für Physiologie. 1887.

2) Steinhaus, Ueber Becherzellen und Dünndarmepithel des Salamandra mac. Ebendaselbst. 1888.

3) Klebs, Allg. Pathologie. II. Theil.

4) B. Rosenstadt, Zellgranula, Keratohyalingranula und Pigmentgranula. Int. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. X. 1893.

Leukocyten, die Granula der Mastzellen und die Secretgranula, die ich in den Hautdrüsen von Lucifer beschrieben habe[1]).

Wir müssen also annehmen, dass in den Zellen des Epitrichiums sowohl der Kern als das Protoplasma der Keratohyalin-Degeneration unterliegt.

Jetzt erübrigt uns noch die Frage zu beantworten, welche Zelllagen der embryonalen Epidermis als Epitrichium in Anspruch zu nehmen sind, und welche Bedeutung dem letzteren zukommt.

In einem gewissen Stadium der Entwicklung besteht die embryonale Epidermis bei allen Wirbelthieren aus zwei Zelllagen, wie wir das auch beim Hühnchen am 7. Tage der Entwicklung beschrieben haben. Nur sind die Autoren über die Bedeutung der äusseren Schicht nicht einig. Kölliker[2]), der die äussere Zelllage als Hornschicht bezeichnet, berichtet, dass sie beim Menschen im zweiten bis vierten Monat in ein structurloses Häutchen sich verwandelt und dann wahrscheinlich abgeworfen wird. Auch Welcker[3]) giebt an, dass das Häutchen bei menschlichen Embryonen von acht Monaten schon abgestossen sei, und dass dasselbe auch bei anderen Säugethieren während des embryonalen Lebens theilweise und allmählich abgestossen wird, wobei es aus mehreren — bis fünf Schichten — zusammengesetzt sein kann. Bei Bradypus, Choloepus, Myrmecophagus, Dicotyles etc. bildet das Häutchen eine zusammenhängende Hülle, welche beim ersten bis zur Geburt bestehen bleibt, um nachher abgeworfen zu werden. Dieses Häutchen bezeichnet Welcker, da unter ihm die emporwachsenden Haare sich befinden, als Epitrichium.

Gegen die Benennung der äusseren Schicht als Hornschicht erhob Kerbert Bedenken, indem er darauf hinwies, dass aus dieser Schicht nie das Stratum corneum entstehe, und dass sie überhaupt in keiner Beziehung zum letzteren steht, indem sie ja noch während des embryonalen Lebens abgeworfen wird.

1) B. Rosenstadt, Untersuchungen über d. Organisation und postembryonale Entwicklung von Lucifer reynaudii. Zool. Jahrb. Bd. IX, 1896, p. 456.

2) Kölliker, Entwicklungsgeschichte.

3) H. Welcker, Ueber die Entwicklung und Bau der Haut bei Bradypus. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle Bd. IX, 1869.

Kerbert und nach ihm Jeffries[1]) und Batelli[2]) schlugen nun vor, die in Rede stehende Schicht als Epitrichium zu bezeichnen, weil sie vollständig homolog ist mit derjenigen Zellschicht, welche von Welcker als Epitrichium genannt worden ist, und brachten dadurch dieselbe in einen gewissen Gegensatz zu den darunter liegenden Zelllagen, die Kerbert wegen ihres Gehaltes an eigenthümlichen Körnern als „Körnerschicht" bezeichnete. Hätte Kerbert sein Epitrichium näher untersucht, so würde er sich überzeugt haben, dass dasselbe ebenso den Namen Körnerschicht verdient, wie die von ihm als „Körnerschicht" bezeichnete Zelllage, dass es ebenso wie die letztere Keratohyalinkörner enthält und dass die Veränderungen, die ich an jenen beschrieben habe, genau auch hier zu finden sind. Allerdings ist Kerbert's „Epitrichium" die älteste und äusserste embryonale Epidermisschicht, deren Zellen überdies im Gegensatz zu den darunter liegenden, die eine ausgesprochene kubische Form besitzen, eine starke Abplattung erfahren haben. Das tangirt aber die morphologische Bedeutung dieser Schicht in keiner Weise, und wenn man bedenkt, dass Welcker als Epitrichium jene äussere embryonale Schicht oder Schichten bezeichnete, unter welchen die emporwachsenden Haare liegen, mit anderen Worten jene Schicht, welche während des embryonalen Lebens das sich bildende Stratum corneum bedeckt, so ist es klar, dass Kerbert's Bezeichnung keine zutreffende ist, da sein Epitrichium das künftige Stratum corneum durchaus nicht bedeckt. Wir müssen vielmehr als solches sämmtliche keratohyalinhaltige Zelllagen bezeichnen, also das Epitrichium Kerbert's sammt dessen „Körnerschicht". Am Schnabel und an den Nägeln ist dasselbe ziemlich dick, indem es aus einer grösseren Anzahl von Zelllagen besteht, an den übrigen Körperstellen besteht dasselbe dagegen nur aus ca. 2—3 Zelllagen.

Auch Gardiner[3]) ist der erwähnten Ansicht von Kerbert entgegengetreten und sah ebenfalls keine Veranlassung, die Körnerschicht von der „Epitrichialschicht" zu trennen, ohne jedoch auf den gleichen Inhalt derselben aufmerksam zu machen.

1) J. A. Jeffries, The epidermal System of birds. Proceed. of the Boston. Soc. for natural History. Vol. XXII. 1883.

2) Batelli, Beiträge zur Kenntniss des Baues der Reptilienhaut. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. XVII. 1880.

3) E. Gardiner, l. c.

Aber die Ausführungen Gardiner's in Betreff dessen, was wir beim Hühnchen als Epitrichium zu bezeichnen haben, sind durchaus unklar. Der Grund dafür mag darin zu suchen sein, dass er die Arbeiten über das Keratohyalin nicht kannte und die Keratohyalinkörner dafür nicht in Bereich seiner Untersuchungen zog. So bezeichnet Gardiner die gesammten Zelllagen, die die Schleimschicht bedecken, bevor die histologische Differenzirung zwischen dem Epitrichium und dem eigentlichen Horn auftritt, als Hornschicht, da es nach ihm in einem bestimmten Entwicklungsstadium geradezu unmöglich ist, zu unterscheiden, ob die aus der Schleimschicht entstandenen Zellen sich in Horn umwandeln oder unverhornt bleiben und die Hornschicht bedecken werden. Aber nach dem Auftreten der Hornschicht bezeichnet er die letztere bedeckende Zelllage als Epitrichium. Dieselben Zelllagen werden somit einmal als Hornschicht bezeichnet, obwohl Gardiner nicht weiss, welche von ihnen zur Hornschicht werden, das andere Mal wird ein Theil derselben Zelllagen als Epitrichium in Anspruch genommen.

Es ist durchaus unrichtig, dass man in einem bestimmten Entwicklungsstadium nicht sagen kann, was Epitrichium ist und was zum Str. corneum wird.

Im zweischichtigen Stadium der embryonalen Epidermis steht es ja fest, dass die äussere Schicht niemals zum Stratum corneum wird. Was aber die polygonalen Zellen anbetrifft, die zwischen beiden embryonalen Schichten auftreten, so lässt sich die Frage, was aus ihnen werden wird, ob sie verhornen, oder zum Epitrichium sich umwandeln werden, schon dadurch beantworten, dass gleichzeitig mit dem Auftreten dieser Zellen auch das Keratohyalin in ihnen auftaucht: Keratohyalinhaltige Zellen werden nicht verhornt, sondern werden, nachdem sie die geschilderten Veränderungen durchgemacht haben, abgestossen. Die Zellen, die der Verhornung unterliegen, lassen sich schon auf den ersten Blick von den erwähnten polygonalen Zellen unterscheiden: sie sind kleiner als die letzteren, haben ein dichteres Protoplasma, welches sich stärker tingirt, und es fehlt ihnen überdies vollständig das Keratohyalin. Aber gerade am Schnabel, wo schon frühzeitig der Eizahn angelegt wird, lassen sich noch leichter die Epitrichialzellen abgrenzen, da sie sich sowohl von den Zellen des letzteren als von denjenigen der Schleimschicht unterscheiden.

Ich fasse also sämmtliche Zelllagen, die Keratohyalin enthalten, als Epitrichium zusammen, da sie vollständig homolog sind denjenigen, die man bei höheren Wirbelthieren mit diesem Namen belegt. Leider sind mir keine Angaben darüber bekannt, ob das Epitrichium auch bei Säugethieren keratohyalinhaltig ist.

Die Frage nach der Bedeutung des Epitrichiums scheint mir in innigem Zusammenhang mit derjenigen nach der Bedeutung des Keratohyalins zu stehen. Ueber das letztere wurden in der Literatur die verschiedensten Ansichten laut.

Während die einen diese Substanz als eine unbedingte Vorstufe der Verhornung angesehen haben, als ein Prokeratin in chemischem Sinne, hielten sie andere wiederum nur für eine Begleiterscheinung des Verhornungsprocesses, welche mit dem letzteren nichts zu thun hat. Es giebt wiederum Ansichten, denen zu Folge wir im Keratohyalin eine flüssige Hornsubstanz oder direct eine Hornsubstanz vor uns haben. Sogar mit dem Chitin wurde das Keratohyalin zusammengeworfen, um einen Uebergang von der chitinigen Cuticula zum hornigen Integument zu schaffen (?!). Ich halte es für überflüssig, auf die einzelnen Ansichten über die Bedeutung des Keratohyalins näher einzugehen. Es scheint sich aber gegenwärtig die Ansicht immer mehr und mehr Bahn zu brechen, der zufolge dem Keratohyalin gar keine Bedeutung beim Verhornungsprocess zukommt. J. Renaut[1]) sagt geradezu, dass das Fehlen des Keratohyalins charakteristisch ist für die echte Hornbildung (évolution cornée vrai).

Bei den niederen Wirbelthieren, bei denen Keratohyalin noch nicht vorzukommen scheint, ist das Integument sehr einfach gebaut: als eine einzige Schutzdecke sehen wir hier einen cuticularen Saum, der von der äusseren Zelllage der Epidermis, sei es durch Umbildung des Protoplasmas, sei es durch Ausscheidung entstanden ist. Dieses Integument ist für diese Thiere, die im Wasser leben, vollständig hinreichend, es ist, wie wir sehen, auch hinreichend für solche Thiere, wie die Amphibien, die zeitweise auch aufs Land gehen. Anders dürften sich die Verhältnisse gestaltet haben, sobald die Thiere einen bleibenden

1) J. Renaut, Sur l'évolution épidermique et l'évolution cornée des cellules de corps muqueux de Malpighii. Comptes rendus. Tom. 104.

Aufenthalt am Lande zu nehmen begonnen haben. Da war schon die einfach gebaute Epidermis nicht mehr ausreichend und, den äusseren Verhältnissen sich anpassend, müsste ein Integument entstehen, welches zunächst aus einer grösseren Anzahl von Zelllagen gebildet wäre und welches überdies noch eine gewisse Festigkeit besessen hätte. Zu einer Hornbildung konnte es noch nicht kommen, da die Thiere höchstwahrscheinlich noch nicht beständig am Lande sich aufgehalten haben dürften, und so fehlten noch die Bedingungen, die zur Verhornung der Epidermiszellen führen könnten.

Unterhalb der Epidermisschicht, die mit einem cuticularen Saume ausgestattet ist, entstand deshalb eine Reihe von neuen Zelllagen, in denen es zur Ablagerung einer Substanz kam, die ihnen gewiss mehr Festigkeit verliehen hatte, als es die einfache Cuticula zu bieten im Stande war. So tritt schon bei den Reptilien eine Anzahl von Zellschichten auf, in denen Kernkörner, höchstwahrscheinlich Keratohyalin, abgelagert sind, die aber noch, wie Wolff[1] gezeigt hat, mit einer Cuticula nach aussen abschliessen.

Bei den Vögeln ist der cuticulare Saum vollständig verloren gegangen, und das Epitrichium schliesst nach aussen mit einer demselben zugehörigen Zelllage ab, welche aus Plattenepithelien zusammengesetzt ist. Das Epitrichium besitzt jedoch nicht an allen Körperstellen denselben Grad der Ausbildung: an denjenigen Körperstellen, die mehr benützt werden und mit härteren Medien in Berührung kommen mussten, wie am Schnabel, Nägeln, kam es zur Bildung einer grösseren Anzahl von Zelllagen, die mit Keratohyalin voll gepfropft sind, an den übrigen Körperstellen dagegen besteht das Epitrichium nur aus einer geringen Zahl von Zelllagen, in denen auch das Keratohyalin nicht so reichlich vertreten ist, wie in jenen. Sobald aber die Bedingungen zur Hornbildung gegeben waren, kam es zur Ausstossung des Epitrichiums und zur Bildung einer bleibenden Hornschicht, Verhältnisse, welche sich bei Reptilien bei jeder Häutung noch zeitlebens wiederholen, und welche bei den Vögeln nur auf das embryonale Leben beschränkt bleiben.

1) G. Wolff, Die Cuticula der Wirbelthierepidermis. Jenaische Zeitschrift Bd. 23, 1889.

Das Epitrichium ist somit nichts anderes als ein phylogenetisches Organ, welches eine morphologische Vorstufe des Stratum corneum darstellt, während das Keratohyalin als eine solche der Hornsubstanz anzusehen ist.

Wenn aber, wie bei den Säugethieren, jeder Neubildung einer Hornschicht sehr oft ein keratohyalines Stadium vorausgeht, welches nicht abgestossen wird, so ist dasselbe als ein phylogenetisches Ueberbleibsel aufzufassen, als eine Wiederholung der im Lauf der phylogenetischen Entwicklung bestandenen Verhältnisse. Aber die Hornbildung ist vom Keratohyalin vollkommen unabhängig und das um so mehr, als in vielen Fällen das keratohyaline Vorstadium schon ganz verloren ging, und die Hornbildung ohne dasselbe vor sich geht.

Nachtrag.

Nachdem diese Arbeit druckfertig war, erhielt ich unmittelbar vor der Absendung derselben an die Redaction Kenntniss von der jüngst erschienenen sehr interessanten Publikation von Hans Rabl[1], in der er sich sehr eingehend mit der Keratohyalinfrage beschäftigt. Es freut mich, dieselbe noch in diesem Nachtrage berücksichtigen zu können, und das um so mehr, als die Resultate seiner Untersuchungen in vielen Punkten mit den meinigen übereinstimmen.

Bevor ich aber auf die letzteren eingehe, will ich ein Missverständniss beseitigen.

In einer kleineren, hier bereits citirten Arbeit, in der ich gegen die Altmann'sche Protoplasmalehre aufgetreten bin, benützte ich als Untersuchungsobject unter anderem Epidermiszellen, in denen ich die Keratohyalinkörner mit dem Altmann'schen Säurefuchsin dargestellt habe. Nach der Beschreibung der Verhältnisse, die ich im Zellleib gefunden habe, machte ich folgende Bemerkung: „In den Kernen waren die sog. Kernkörperchen, die sich als Keratohyalin erwiesen,

1) H. Rabl, Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anfangsgebilde und mit besonderer Rücksicht auf die Verhornung. Dieses Archiv Bd. 48, Heft III.

ebenfalls mit Säurefuchsin gefärbt. Daraus schloss nun Rabl, dass ich auf Grund von Färbungen mit Säurefuchsin diese Kernkörperchen als Keratohyalinkörner hinstellte. Man wird wohl zugeben, dass diese Schlussfolgerung aus dem hier angeführten Satz durchaus ungerechtfertigt erscheint. Zu dem Resultat, dass diese Kernkörperchen Keratohyalinkörner sind, bin ich keineswegs auf Grund von Färbungen mit Säurefuchsin gekommen, sondern auf Grund von mikrochemischen Versuchen, die ich noch im Jahr 1890 angestellt habe, als ich mich mit der Epidermis näher zu beschäftigen begann. Ich hielt es aber für überflüssig in dem erwähnten Aufsatz, der etwas ganz anderes zum Vorwurf hatte, die Gründe anzuführen, weshalb ich diese Kernkörperchen als Keratohyalinkörner hinstellte. Aber vor dieser Schlussfolgerung wäre Rabl bewahrt geblieben, wenn er den auf den oben citirten Satz folgenden Passus in Betracht gezogen hätte, in dem es heisst: „sämmtliche hier vorkommenden Granula von den feinsten bis zu den grössten zeigten die Keratohyalinreaction *und* waren mit Säurefuchsin gefärbt.“ Es ist also daraus zur Genüge ersichtlich, dass ich die Säurefuchsinfärbung keineswegs als eine Reaction für das Keratohyalin benützt habe, wie das Rabl irrthümlich geschlossen hat. Selbstverständlich wäre eine derartige Methode nicht ausreichend, und der Leser wird sich auch aus der vorstehenden Arbeit wohl überzeugen können, dass ich gerade besonders dagegen auftrete, dass man lediglich auf Grund von Färbungsversuchen darüber entscheidet, ob im gegebenen Falle Keratohyalin vorliegt oder nicht.

Nach dieser Auseinandersetzung wende ich mich an die Resultate der Rabl'schen Untersuchungen.

Rabl beobachtete ebenfalls, dass die Keratohyalinkörner zuerst in der nächsten Nähe des Kernes auftreten. Dadurch, dass er Zellen beobachtet hat, deren Protoplasma mit Keratohyalinkörnern voll gepfropft war, während deren Kerngerüst dagegen keine Veränderungen erlitten hatte, glaubt er den Nachweis erbracht zu haben, dass das Chromatin an der Keratohyalinbildung unbetheiligt ist. Damit zugleich weist Rabl die Ansicht zurück, dass das Keratohyalin Kernchromatin darstellt.

Ich bin zu derselben Ansicht gelangt, aber auf Grund mikrochemischer Versuche, die ergeben haben, dass das Chromatin und Keratohyalin keineswegs identische Körper sind, wenn auch dem letzteren unter manchen Umständen dieselbe Affinität zu den basischen Farbstoffen zukommt, wie dem ersteren. Die Beobachtung Rabl's, dass es Zellen mit vollgepfropftem Protoplasma und intactem Kerngerüst gebe, mag ganz richtig sein, beim Hühnchen aber habe ich solche Zellen niemals gesehen. Ich muss dagegen im Gegensatz zu Rabl, der angiebt: „es lassen sich überhaupt keine regelmässigen Beziehungen in Hinsicht auf das zeitliche Auftreten von Keratohyalin und Kernveränderungen feststellen", darauf hinweisen, dass im Epitrichium des Hühnchens die Keratohyalinvermehrung und die Kernveränderung synchronisch vor sich gehen und darauf zurückzuführen sind, dass der Kern durch die massenhafte Production des Keratohyalins successive verkümmert, wobei es keineswegs die chromatische Substanz sein muss, die hauptsächlich daran betheiligt wäre, sondern der ganze Kern mit allen seinen Bestandtheilen. Auch das Homogenwerden und Verkümmerung der Kerne in der Kopfhaut und in den Schleimhäuten, wie sie Rabl beschreibt, dürfte wohl auf dieselbe Erscheinung zurückzuführen sein. Die Erklärung Rabl's, dass sich in diesem Fall das Chromatin im Kernsaft auflöst, wodurch jede feinere Structur verwischt wird, scheint mir nicht ganz plausibel zu sein.

Zellen mit von Keratohyalinkörnern vollgepfropftem Protoplasma und intactem Kern scheinen mir auch als Beweis zu dienen, dass vielleicht unter manchen Umständen der Kern an der keratohyalinen Degeneration der Zelle keineswegs betheiligt sein muss, sondern dass in solchen Fällen möglicherweise nur das Protoplasma allein daran Theil nimmt.

Der Umstand, dass die Keratohyalinkörner oftmals in eigenthümlicher Weise um den Kern gelagert sind und die erst auftretenden in unmittelbarer Nähe desselben sichtbar werden, veranlasst auch Rabl die ganz richtige Behauptung aufzustellen, dass sich der Kern an der Bildung des Keratohyalins betheiligt, wobei er sich auf Verhältnisse stützt, die er in der Haut des Praeputiums gefunden hat. Er beobachtete nämlich hier in den Kernen kugelige Massen, die sich mit Hämatoxylin

gefärbt haben und ebensolche im Protoplasma und glaubt, dass es sich hierbei um Keratohyalin handelt, welches sich innerhalb des Kernes, wahrscheinlich unabhängig vom Chromatin, gebildet hat. Da wäre es aber doch angezeigt, sich nicht nur auf Färbungen zu verlassen, eine Methode, die Rabl mir gegenüber als nicht ausreichend bezeichnet hat, sondern auf mikrochemischem Weg den Nachweis zu erbringen, dass die Kugeln in den Kernen thatsächlich Keratohyalinkörner darstellen.

Bezüglich dessen, ob das Keratohyalin im Kern zur Ausbildung gelangt, oder ob es erst im Zellkörper sichtbar wird, hebt Rabl hervor, dass es Fälle giebt, bei welchen das Keratohyalin schon innerhalb des Kernes ausgeschieden wird. Das ist vollkommen richtig. Ebenso wie Rabl habe ich im Epitrichium des Hühnchens Zellen beobachtet, deren Kern in der Mitte Keratohyalin enthielt. Das waren aber nur ganz vereinzelte Fälle. Trotzdem aber glaube ich, dass das Keratohyalin, abgesehen von der Bildung desselben im Protoplasma auch im Kern entsteht und zwar in der Regel in der Peripherie desselben, so dass die gebildeten Keratohyalinkörner gleich aus dem Kern ausgeschieden werden und auf dessen Oberfläche liegen bleiben.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXV.

Fig. 1. Zellen des Epitrichiums vom Schnabel eines 7tägigen Hühnchens. *As.* = Aeussere Schicht. Reichert Obj. IX, Oc. 3. In allen übrigen Figuren dieselbe Vergr.

Fig. 2. Epitrichialzellen eines 9tägigen Hühnchens, *As.* = Aeussere Schicht, *Kh.* = Keratohyalinkörner.

Fig. 3. Epitrichialzellen eines 11tägigen Hühnchens. Dieselbe Bezeichnung.

Fig. 4. Epitrichialzellen eines 13tägigen Hühnchens.

Fig. 5. Epitrichialzellen eines 15tägigen Hühnchens. *K.* = Kern.

Fig. 6. Zwei Zellen aus demselben Stadium der Entwicklung.

Fig. 7. Epitrichialzellen eines 16tägigen Hünchens. *K.* = Kern, *Kh.* = Keratohyalin.

Fig. 8. Epitrichialzellen an den Schuppen eines 17tägigen Hühnchens von der Oberfläche aus gesehen.
Fig. 9. Epitrichialzellen, in denen das Keratohyalin verschwunden ist. *Kr.* = Kernrest, *Ntz.* = Netze.
Fig. 10. Querschnitt durch den Unterkiefer eines 15tägigen Hühnchens. *Ep.* = Epitrichium, *Stc.* = Anlage der Hornschicht, *Stm.* = Schleimschicht, *Stci.* = innere Hornschicht. Schwache Vergr.

(Aus d. histologisch. Laborator. der Warschauer Universität.)

Zur Frage über den Bau der sympathischen Knoten bei Säugethieren und Menschen.

Von

Dr. **A. J. Juschtschenco.**

Hierzu Tafel XXVI u. XXVII.

Gegenstand dieser Arbeit ist die Frage über die Verhältnisse der Ganglienzellen in den sympathischen Knoten zu einander und zu verschiedenen Nervenfasern anderer Art bei Säugethieren und beim Menschen.

In dieser Beziehung kann man die betreffende Litteratur in zwei Perioden eintheilen. Zur ersten Periode gehören die Arbeiten, welche vor der Einführung der Methode von Golgi in die histologischen Technik vorgenommen wurden. Hierhin gehören Arbeiten von R. Remak (1), Valentin (2), Bidder und Volkmann (3), Axmann (4), Beale (5), J. Arnold (6), Courvoisier (7), Guye (8), Fraentzel (9), Schwalbe (10), Bidder (11), Mayer (12), Arndt (13) und Ranvier (14).

Die zweite beginnt mit der Einführung derselben. Hierher gehören Arbeiten von Kölliker (15), Ramon y Cajal (16), Van Gehuchten (17), Retzius (18), Sala (19), Lenhossék (20) und Dogiel (21). Beim Studium der genannten

Litteratur wird ersichtlich, dass die Frage über das Verhalten der Ganglienzellen in den sympathischen Knoten zu einander und zu verschiedenen Nervenfasern anderer Art nicht blos ungelöst, sondern kaum aufgestellt worden ist. Feststehende Thatsachen giebt es einstweilen sehr wenig, wohl aber eine genügende Menge von Meinungsverschiedenheiten. Dabei muss berücksichtigt werden, dass die Mehrzahl der hierhergehörigen Arbeiten sich auf die oberen und unteren Halsknoten bezieht. Ferner muss in Betracht gezogen werden, dass bisher hauptsächlich Knoten von sehr jungen Thieren und Embryonen untersucht worden sind, bei denen nach den einstimmigen Aeusserungen von Schwalbe, Lenhossék und anderen Autoren die Structurverhältnisse etwas anders und weniger complicirt erscheinen, als bei erwachsenen Thieren. Aus diesem Grunde kamen wir dem Auftrage des Herrn Prof. A. A. Kolossoff recht gern entgegen. Wir befassten uns nämlich in seinem Laboratorium mit dem Studium der Structur des sympathischen Knoten bei erwachsenen Säugethieren und beim Menschen. Zu diesem Zwecke wandten wir neben den bekannten Modificationen der Methode von Golgi noch eine neue an, die Prof. Kolossoff schon mehr als ein Jahr gebraucht und die ihm ermöglicht hatte, bei der Untersuchung des centralen und auch des peripheren Nervensystems viel leichter und sicherer das gewünschte Resultat zu erreichen, als mit Hilfe anderer bekannter Modificationen dieser Methode. Um so lieber gingen wir an diese Arbeit, da das Erkennen der Methode von Golgi, die gegenwärtig eine colossale Anwendung bei der Untersuchung der histologischen Structur des Nervensystems findet, schon an und für sich ein grosses Interesse bietet, besonders in Hinsicht auf die neulich erschienene Arbeit von B. Friedländer[1]), in welcher der Autor beweist, dass das Behandeln mittelst dieser Methode keineswegs als Reaction auf die Nervensubstanz gelten kann, da mit Hilfe derselben sogar in gesottenem Eiweiss, in Kartoffeln, in Celloidin und anderen Substanzen, die bekanntlich keine Nervenelemente enthalten, Figuren erhalten werden, die an Nervenzellen und besonders an deren Dendriten erinnern.

1) B. Friedländer, Zur Kritik der Golgi'schen Methode. Zeitschrift f. wissensch. Mikrosk. B. XII, H. 2. S. 168—176.

Friedländer bestreitet nicht, dass bei der erwähnten Behandlung in den entsprechenden Objecten auch unzweifelhafte Nervenelemente aufgefunden werden können. Er schlägt vor, mit grosser Vorsicht mit den mikroskopischen Bildern für solche Objecte umzugehen und erinnert daran, dass neben den Nervenelementen auch andere fremde Gebilde dabei imprägnirt werden können. Bei der Untersuchung einer nach der Methode von Golgi behandelten Kartoffel sah er, dass häufig die Zwischenräume der Zellen mit undurchsichtigen Niederschlägen von chromsaurem Silber gefüllt waren.

„Was — sagte er — mich in der Annahme bestärkte, dass sich die Niederschläge vorzugsweise da bilden, wo wenig Trockensubstanz und viel Wasser vorhanden ist, vorausgesetzt natürlich, dass jene Stellen nicht von schwer durchdringbaren Hüllen eingeschlossen sind.“

Mögen die Beobachtungen von Friedländer noch so interessant sein, so erklären sie doch leider gar nicht die Ursachen der Imprägnirung der Nervenelemente durch chromsaures Silber. In Bezug darauf haben wir auch bei anderen Autoren und sogar bei Ramon y Cajal, einem der besten Kenner der Methode von Golgi, keine Andeutungen gefunden.

Aus diesem Grunde wollen wir einige Worte über das Wesen dieser Methode sagen, bevor wir zu den Resultaten meiner Arbeit, die auf derselben gegründet ist, übergehen. In Bezug auf diese Frage theilen wir vollständig die Meinung des Prof. Kolossoff, die wir hier mit seinen Worten und nach seiner Redaction erwähnen wollen, sowie auch die Beschreibung der ihm angehörigen Modification dieser Methode, mit Hilfe deren wir die Resultate dieser Arbeit erhalten haben. Prof. Kolossoff sagt folgendes: „Die Imprägnation der Nervenelemente beim Behandeln derselben nach der Methode von Golgi kann man kaum anders erklären, als durch folgende Voraussetzung: durch die eine gewisse zeitlang dauernde Einwirkung einer bichromsauren Kalilösung, besonders nach Versetzung derselben mit Osmiumsäure entsteht in den Nervenelementen nicht blos eine unzweifelhafte allgemeine Schrumpfung (wenigstens hinsichtlich der Nervenzellen), die die Entstehung grösserer oder kleinerer Räume rings um die Zellen bedingt, sondern auch eine ungleichmässige Partialschrumpfung, wodurch minimale Zwischenräume in ihrem Innern

erscheinen, die gleich ersteren sich mit fixirender Bichromkaliumflüssigkeit füllen. Es erscheint natürlich, dass, nach Uebertragung der Objecte in eine Lösung $AgNO_3$, in diesen künstlich entstandenen Räumen und Zwischenräumen ringsherum und im Innern der Nervenelemente chromsaures Silber sich niederschlagen wird, gleich wie es sich in verschiedener Art präformirten Räumen der Objecte niederschlägt (wie z. B. in den Intercellulargängen der Epithelien, Ausführungsgängen und Lumina der Drüsen, Blutcapillaren u. A.) In compacten Gebilden, wo keine Zwischenräume vorhanden sind (z. B. in der Membrana Descemetii in der Grundsubstanz der Knorpel), wird bekanntlich nie ein Niederschlag gebildet. Die Ursachen dafür, dass z. B. in geschichtetem Epithel der Cornea die Intercellulargänge verhältnissmässig leicht imprägnirt werden, die Zellen selbst aber unimprägnirt bleiben, während in dem Nervengewebe die Zellen und deren dicke Fortsätze nur bei Beginn der Imprägnation unberührt bleiben, indem sie nur an der Oberfläche von einer Schicht von chromsaurem Silber eingeschlossen sind (solche Bilder kann man oft sehen), das sich jedoch alsdann auch in ihrem Innern niederschlägt, sind auf die Eigenthümlichkeiten der noch wenig bekannten chemischen Zusammensetzung und der nicht mehr bekannten Structur der Nervenzellen zurückzuführen. Auf Grund dieser Eigenthümlichkeiten entsteht in den Nervenelementen bei Fixation derselben in Bichromkaliosmiumflüssigkeit eine eigenartige Schrumpfung, die sie mehr oder weniger porös (wenn man sich so ausdrücken darf) und dadurch für die Silberlösung durchgängig macht. Vorausgesetzt, dass die Structur der Nervenzellen im Allgemeinen der des Zellprotoplasmas entspricht, können wir die Durchdringlichkeit derselben in diesem Falle dadurch erklären, dass das flüssige oder sehr wasserreiche Hyaloplasma in Berührung mit der fixirenden Flüssigkeit gleich dem festen Mitoplasma gerinnt, alsdann aber mehr als das Letztere zu schrumpfen beginnt, weshalb unvermeidlich nach einiger Zeit Zwischenräume rings um die Zellen und in ihrem Innern entstehen müssen. Dasselbe kann auch in den Nervenfasern (in den Axencylindern und deren Verzweigungen) bei mehr oder minder langer Einwirkung der fixirenden Flüssigkeit geschehen, falls die zwischen den primären Fasern derselben befindliche flüssigere gleichartige Substanz mehr schrumpft, als die der Fasern. Es ist möglich,

dass dieses auch in der That geschieht. Die Unfähigkeit, oder die verhältnissmässig geringe Fähigkeit anderer Gewebe (nicht Nervengewebe) beim Behandeln nach Golgi imprägnirt zu werden, ist dadurch zu erklären, dass sie vermuthlich beim Fixiren in Bichromkaliosmiumflüssigkeit im Gegensatze zu den Nervenelementen gleichmässig schrumpfen, indem sie in compacte Massen, die gar nicht oder nur sehr schwierig für die Silberlösung durchdringbar sind, umgebildet werden. Uebrigens lassen sich bekanntlich manche derselben leicht imprägniren, wie z. B. die Zellen der Neuroglia, Faserbündel des Bindegewebes (die letzteren unter der Bedingung, dass die fixirende Flüssigkeit kurze Zeit einwirkt, besonders wenn sie schwach ist) u. A.

Man kann vermuthen, dass die Ursache der Imprägnation sowohl der Nerven, wie auch nicht nervöse Elemente der Gewebe bei der Behandlung nach Golgi eine und dieselbe ist, d. h. die durch Fixirung verursachte grössere oder kleinere Porosität ihrer Substanz. Wegen der Unvollständigkeit unserer Kenntnisse über den feinsten Bau der Zellen und deren verschiedene Derivate ist es übrigens noch unmöglich sich bestimmt darüber auszusprechen, auf welche Weise diese Porosität zu Stande kommt und wovon sie abhängt. Dass die Porosität der Gewebselemente eine nothwendige Bedingung der Imprägnation ist, bestätigt Folgendes: werden die Objecte, nachdem sie aus der Bichromkaliosmiumflüssigkeit herausgenommen worden sind, vor deren Versenkung in eine Lösung von salpetersaurem Silber etwas gedrückt oder zerkrümpelt, so ist die Imprägnation immer viel weniger verbreitet und weniger correct, als in den Controllstücken derselben Objecte, die den mechanischen Einflüssen nicht unterzogen worden waren. (Es ist hier die Rede hauptsächlich von Nervenelementen.) Augenscheinlich hat das mechanische Eingreifen viele der Zwischenräume, die ringsum und im Innern der Nervenelemente bei Einwirkung der fixirenden Flüssigkeit entstanden waren, vernichtet.

Es ist also anzunehmen, dass die Methode von Golgi keineswegs als Reaction auf das Nervengewebe gelten kann, wie B. Friedländer mit Recht behauptet, und wenn sie trotzdem ein mächtiges Mittel zur Entdeckung der specifischen Elemente in anderen Gebilden, wo die in erstere eingelagert sind, bietet, so ist dies nur darauf zurückzuführen, dass von der Einwirkung

der Bichromkaliosmiumflüssigkeit verhältnismässig leicht (besonders bei Embryonen und sehr jungen Thieren), die für die Imprägnation nothwendige physikalische Bedingung, d. h.: die Porosität, als Resultat einer eigenartigen Schrumpfung, entsteht. — eine Bedingung, die in viel kleinerem Maasse in den Elementen der benachbarten Gewebe zu Stande kommt. In den Nervenzellen scheint diese Bedingung schneller als in den Nervenfasern einzutreten, sonst wäre die Fähigkeit der ersteren schon nach 24—48 Stunden Verbleibens der Objecte in der fixirenden Flüssigkeit imprägnirt zu werden, während zur vollständigen Imprägnation der Nervenfasern ceteris paribus ein längeres Einwirken derselben Flüssigkeit (5—7 Tage und noch mehr) nothwendig ist, sehr schwierig zu erklären. Von diesem Standpunkte wird auch jene Thatsache genügend verständlich, die auf den ersten Blick ganz unbegreiflich erscheint, dass bei der Methode von Golgi nicht alle Nervenelemente des betreffenden Objectes, sondern nur manche derselben, und dabei in verschiedenen Theilen, die gleich reich daran sind in verschiedener Zahl, entdeckt werden: bald werden viele derselben imprägnirt, bald viel weniger (oft nur einzelne Elemente), bald wieder werden gar keine und sogar in dem ganzen Objecte imprägnirt. Will man über die Ursachen dessen klar werden, so muss Folgendes in Betracht gezogen werden: vor Allem ist zu berücksichtigen (und das ist das allerwichtigste), dass die chemische Zusammensetzung und der feinste Bau der Nervenzellen und Nervenfasern abhängig von dem Functionszustande, sich auf diese oder jene Weise verändern müssen. Es liegt daher auf der Hand, dass in der fixirenden Bichromkaliosmiumflüssigkeit das Verhalten der Gewebe verschieden ist: in manchen derselben tritt bei der Einwirkung der Flüssigkeit leicht und rasch die eigenartige Schrumpfung ein, die die Porosität ermöglicht, in anderen kann sie erst später oder während eines gleichen Zeitraumes, nur bei Einwirkung einer stärkeren Lösung (mit grösserem Procentgehalt von Kalium bichromicum oder Acidum osmicum), vor sich gehen, in anderen wieder findet sie gar nicht statt. Dasselbe gilt natürlich von der Imprägnationsfähigkeit der verschieden functionirenden Nervenzellen, deren chemische Zusammensetzung und Structur a priori nicht identisch sein kann. Ferner muss berücksichtigt werden, dass die fixirende Flüssigkeit nicht in gleicher Concen-

tration auf die peripherischen und auf die centralen Theile des hineingelegten Objektes einwirken kann (dieser Fehler kann sogar durch eine vorhergehende Injection der Blutgefässe mittelst derselben Flüssigkeit nicht beseitigt werden). Somit muss auch das Resultat ihrer Einwirkung auf die Nervenelemente an verschiedenen Orten verschieden sein, besonders da die letzteren nicht gleichzeitig der Einwirkung unterliegen (die einen nämlich sofort, die anderen etwas oder viel später, nachdem ihre chemische Zusammensetzung sich vielleicht etwas verändert hat). Schliesslich lässt sich nicht ableugnen, dass eine allgemeine Schrumpfung des Objectes, die grösser oder kleiner ist, je nach der Beschaffenheit desselben, nach der Dauer der Einwirkung und der Stärke der Flüssigkeit auch nicht ohne Einfluss auf die Vollständigkeit und die Verbreitung der Imprägnation der Nervenelemente bleiben kann, da der Druck der umgebenden Gewebsgebilde ihre Porosität verringern und sie weniger durchdringlich für die Silberlösung machen muss. Selbstverständlich, wenn die umgebenden Elemente unter Einwirkung der fixirenden Flüssigkeit stärker schrumpfen, als die dazwischen liegenden Nervenelemente, wenn die letzteren von Anfang angedrückt werden, so können ihnen keine für die Imprägnation unentbehrlichen Bedingungen entstehen. Augenscheinlich geschieht dies nicht selten und veranlasst, dass die Methode von Golgi, die auf vielen Objecten ausgezeichnete Resultate aufweist, für manche fast unbrauchbar ist. Aus demselben Grunde scheint die Imprägnation der Nervenelemente in den Objecten, die in verschiedenen Theilen eine verschiedene morphologische Beschaffenheit zeigen (wie z. B. die Darmwand), in den einen Theilen oft sehr deutlich ausgesprochen, während sie in den anderen schwach ist oder ganz ausbleibt. Auf Grund dieser Erwägungen ist die äusserste Unbeständigkeit der Resultate der Methode von Golgi keineswegs als zufällig zu betrachten und ausschliesslich von der Art und Weise ihrer Anwendung abhängig. Ihrem Wesen nach kann sie nicht gleich gute Resultate ergeben. Es wird demnach kaum je gelingen solche Modification derselben zu erfinden, mit Hilfe derer die Nervenelemente mit gleichem Erfolge in allen Geweben und Organen untersucht und in ganzer Fülle entdeckt werden könnten. Die unten angegebene Modification der Methode von Golgi macht keine Ansprüche darauf; sie erlaubt nur in manchen Objecten

(besonders in den Organen des Centralnervensystems) die Nervenelemente mit grösserer Leichtigkeit und Vollkommenheit zu imprägniren, als mit Hilfe anderer bisher bekannter Modificationen, die von verschiedenen Autoren empfohlen wurden. Diese Modification besteht in Folgendem: die Objecte werden eine genügende Zeit lang von 1—2 bis 5—7 Tagen[1]) (je nach der Art und Grösse derselben) in Bichromkaliosmiumflüssigkeit (3—5 % Lösung von bichromsaurem Kali in $^1/_4$ % Lösung von Osmiumsäure) gehalten; nachdem sie dann mit destillirtem Wasser abgewaschen und auf Löschpapier ausgetrocknet wurden, werden sie in eine 2—3% Lösung von salpetersaurem Silber, die $^1/_4$ bis $^1/_2$ % Osmiumsäure enthält (aber nicht in eine schwache (0,75 %) und eine Silberlösung, wie dies gewöhnlich geschieht), übertragen und darin 2—3 Tage gelassen. Die Imprägnation der Nervenelemente ist dabei zuweilen so vollständig, dass es schwer fällt die mikroskopischen Bilder zu entziffern, gewöhnlich aber zeichnet sie sich durch eine grössere oder kleinere Vollständigkeit und eine merkwürdige Reinheit aus.

Dass der Zusatz von Osmiumsäure zur Silberlösung die Imprägnation der Nervenelemente vollkommener macht, kann man dadurch erklären, dass die Osmiumsäure im vorliegenden Falle eine weitere ungleichmässige Schrumpfung derjenigen Nervenelemente bedingt, die von der Einwirkung der fixirenden Flüssigkeit ungenügend geschrumpft waren und nur bei Ergänzungsschrumpfung imprägnirt werden können; dies aber zu behaupten ist natürlich nicht möglich. Jedenfalls giebt eine stärkere Silberlösung ohne Zusatz von Osmiumsäure[2]) zwar nicht schlechte, aber weniger correcte und weniger vollständige Bilder der imprägnirten Nervenelemente. Warum die mehr concentrirten

1) Eine zu lange Einwirkung der fixirenden Flüssigkeit auf die Nervenelemente macht sie bekanntlich unfähig imprägnirt zu werden. Augenscheinlich schwindet dabei die Porosität, bedingt durch die starke allgemeine Schrumpfung.

2) Eine solche Lösung anstatt einer 0,75 % wurde schon früher zur Untersuchung des Centralnervensystems von Doctor Pawloff (im Laboratorium des Prof. Kultschicky (Eine Sammlung von Aufsätzen dem Prof. Obolenski von seinen Schülern gewidmet, Charkow 1893) und von Frau Leonoff (Tagebuch der IX. Versammlung der Aerzte und Naturforscher in Moskau, N. 10, S. 29) angewandt.

Silberlösungen bessere Ergebnisse, als die schwachen aufweisen, ist schwierig zu beantworten.

Der Methode von Golgi ein grosses Interesse entgegenbringend, haben wir auf den sympathischen Knoten der erwachsenen Säugethiere und des Menschen alle bisher bekannten Modificationen dieser Methode erprobt, indem wir sie unter den verschiedensten Bedingungen angewandt haben. Wir überzeugten uns, dass eine langsame Modification (die Knoten wurden in einer Lösung von Kali bichromicum zwei Monate lang gehalten) gar nichts taugt. Was die gemischte und rasche Modification anbelangt, so kann man zwar mit deren Hilfe etwas sehen, es ist dies aber so wenig, dass dieselben bei der Untersuchung der sympathischen Knoten zu gebrauchen kaum zielgemäss erscheint. (Es muss bemerkt werden, dass das Hinzusetzen von Säuren und Alkalien zur Bichromkaliosmium-Flüssigkeit die Imprägnation gar nicht befördert, sondern derselben schadet, da dies zur Bildung eines reichen Niederschlages beiträgt.) Die doppelte Methode von Ramon y Cajal giebt verhältnissmässig nicht schlechte Resultate, aber ziemlich unbeständige. An manchen kleinen Knoten, wie z. B. an dem oberen und unteren Halsknoten bei der Katze, kann man mit Hilfe dieser Methode sogar sehr gute Resultate erzielen. Allein wir haben viel bessere mit Hilfe der Modification des Prof. Kolossoff erzielt, weshalb wir uns hauptsächlich auch der letzteren bedient haben. Die unbestreitbaren Vortheile dieser Modification bestehen in der Reinheit der Präparate, die nicht selten ganz frei von Niederschlägen sind, was bei Anwendung anderer Modificationen nicht der Fall ist, ferner darin, dass sogar die feinsten Verzweigungen der Zellfortsätze und der Nervenfasern imprägnirt werden, und in der verhältnissmässigen Beständigkeit der erzielten Resultate. Zu den wichtigen Vortheilen dieser Modification muss noch die Eigenschaft derselben gerechnet werden, sogar auf Objecten, die nicht sehr frisch sind, befriedigende Ergebnisse aufzuweisen. Wir nahmen sympathische Knoten von Thieren 24 Stunden und noch mehr nach ihrem Tode und bekamen gute Präparate. Diese Thatsache ist in der Hinsicht von grosser Wichtigkeit, dass die Modification das Nervensystem des Menschen zu untersuchen erlaubt.

Uebrigens muss bemerkt werden, dass es gelingt in den

Knoten, die aus den Leichen später als 48 Stunden nach dem Tode entnommen wurden, blos einzelne Zellen zu erhalten. In Hinsicht auf die Vortheile der von Cajal empfohlenen doppelten Uebertragung der Objecte haben wir dieselbe auch bei der Modification des Prof. Kolossoff angewandt. Mehrere Controllversuche haben uns die Ueberzeugung aufgedrängt, dass im gegebenen Falle die Uebertragung der Objecte keine besondere Bedeutung zur Erzielung einer vollständigeren Imprägnation hat; dagegen beeinträchtigt sie zuweilen die Reinheit der Präparate. Um sich zu überzeugen, ob das Hinzusetzen von Osmiumsäure zur Silberlösung unentbehrlich ist, das bekanntlich das Hauptwesen der Modification des Prof. Kolossoff bildet, stellten wir Controllversuche an, indem wir einen Knoten in eine Lösung von salpetersaurem Silber und Osmiumsäure, den anderen symmetrischen (von demselben Thiere) in eine reine Silberlösung legten. Mit voller Gewissheit können wir behaupten, dass die Hinzufügung von Osmiumsäure eine zweifellose Bedeutung für das Erhalten einer mehr correcten und reinen Imprägnation der Nervenelemente (sowohl der Zellen, wie auch der Fasern) besitzt.

Um eine gute Imprägnation zu erzielen, genügt es die kleinen sympathischen Knoten (z. B. vom Kaninchen, von der Katze) in der Bichromkaliosmiumflüssigkeit (am besten 3% Kali bichromici enthaltend) 2—3 Tage zu halten; grössere Knoten (z. B. die des Menschen, des Pferdes, des Schweines) müssen eine längere Zeit darin verbleiben; bleiben sie aber länger als 7—10 Tage darin, so bekommt man keine gute Imprägnation, ebenso wie dieselbe bei zu kurzem Verbleiben der Knoten in der fixirenden Flüssigkeit vermisst wird; in dem letzten Falle wird gewöhnlich nur das Bindegewebe imprägnirt. Es ist zu bemerken, dass, wie dieses gegenwärtig für die Methode von Golgi allgemein festgestellt ist, um hauptsächlich die Imprägnation der Nervenzellen zu erhalten, ceteris paribus die Objecte in der genannten Flüssigkeit eine kürzere Zeit verbleiben müssen, als in dem Falle, wenn man blos die Nervenfasern zu imprägniren wünscht, und dass immer eine grössere Quantität der fixirenden Flüssigkeit im Vergleiche zu dem Umfange der fixirten Objecte zu nehmen ist. Nachdem die Knoten aus der Bichromkaliosmium-Flüssigkeit herausgenommen wurden, rathen wir (als nothwendige Bedingung einen Erfolg zu erzielen) dieselben vor deren Versenkung in die

Imprägnationsflüssigkeit (2—3 Lösung von salpetersaurem Silber in einer $^1/_4$—$^1/_2$% Lösung von Osmiumsäure) mittelst eines Rasirmessers vorsichtig (ohne sie zu drücken) einzuschneiden; dann muss man sie mit destillirtem Wasser leicht abwaschen und auf Löschpapier trocknen. Die Imprägnation tritt schon nach Ablauf von 24 Stunden des Verbleibens der Objecte in der Silberosmiumlösung ein, ist aber gewöhnlich erst nach 2—3 Tagen beendigt. Schnitte haben wir mit der Hand präparirt und zwar von Knoten, die unmittelbar aus der Imprägnationsflüssigkeit herausgenommen wurden, oder auf dem Microtom nach vorhergehendem Einbetten derselben in Celloidin nach allgemeiner Regel. Es wurden sämmtliche sympathische Knoten des Grenzstranges vom oberen Halsknoten bis zum Lendenknoten untersucht, wie auch der obere und untere Bauchknoten.

Die Knoten wurden dem Grenzstrange von Pferden, Schweinen, Hunden, Katzen, Kaninchen und endlich von erwachsenen Menschen, die an verschiedenen, nicht Nervenkrankheiten gestorben waren, entnommen. Ausserdem haben wir Gelegenheit gehabt die sympathischen Knoten von vier neugeborenen Kindern, die während der Geburt an Asphyxie gestorben waren, zu untersuchen. Die besten Präparate haben wir aus dem oberen und unteren Halsknoten und aus dem Ganglion solare von Pferden, Hunden, Katzen und Menschen erhalten; aber auch aus allen anderen Knoten haben wir befriedigende Präparate erhalten, so dass man an ihnen die Formeigenschaften der Zellen und deren Verhältnisse zu einander und zu den ein- und austretenden Nervenfasern studiren konnte. Da wir uns überzeugt haben, dass in sämmtlichen Knoten, die wir untersuchten, diese Verhältnisse sich gleich sind, so werden wir sie nicht für jeden Knoten speciell, sondern im Allgemeinen schildern. Wir wollen zuerst über Form und Grösse der Ganglienzellen einige Worte sagen. Die eine und die andere sind sehr von einander verschieden. Nicht selten sind zwei nebeneinander liegende Zellen, von denen die eine einige Mal grösser ist, als die andere, zu finden.

(Diese Thatsache ist längst bekannt; darauf hat noch Fraentzel (9) aufmerksam gemacht.)

Was die Form anbelangt, die hauptsächlich von der Zahl der daraus heraustretenden Fortsätze abhängt, so erscheint sie so verschiedenartig, dass sie gar nicht beschrieben werden kann.

Man kann nur sagen, dass sämmtliche Zellen viele Fortsätze haben und in der Mehrzahl der Fälle multipolar sind. Die Anwesenheit von vielen Fortsätzen, was bereits von früheren Beobachtern constatirt wurde, wurde mit Hilfe der Methode von Golgi bewiesen. Die Fortsätze gehen gewöhnlich von verschiedenen Puncten des Zellleibes, nicht selten aber entstammen sie von zwei entgegengesetzten Enden der Zelle. Eine solche spindelförmige Zelle ist auf der Taf. XXVII, Fig. 6 abgebildet. Sehr häufig sind Zellen zu finden, von denen in einer Richtung mehrere protoplasmatische Fortsätze in der Form eines Bündels, der einem Pferdeschweif ähnlich ist, ausgehen und in der anderen, entgegengesetzten einer entspringt und zwar der Axencylinderfortsatz.

Eine characteristische Zelle in der Form einer Zwiebel ist auf der Taf. XXVII, Fig. 16 abgebildet. Eine solche Form wird verhältnissmässig selten getroffen. Schliesslich kommen auch andere Zellen von der wunderlichsten Form vor; manche derselben sind auf unseren Tafeln dargestellt, die anderen sind am besten auf den Abbildungen von Van Gehuchten (17) zu sehen. Die Zahl der Zellenfortsätze ist auch unbeständig; in den einen Zellen sind sie in grösserer Zahl, in den anderen in kleinerer vorhanden, immerhin aber in genügender Anzahl. Auf der Taf. XXVII, Fig. 13, ist eine Zelle mit 11 Fortsätzen abgebildet; es giebt häufig deren noch mehrere.

Prof. Dogiel (21) beschreibt eine besondere Art von Zellen, und zwar Unipolarzellen, auf der Peripherie der Knötchen; wir aber konnten dieselben auf unseren Präparaten nicht finden; an der Peripherie des Knotens fanden wir solche Zellen, wie an anderen Orten, nur sind sie hier häufig in einer Richtung angeordnet und mit ihrem längeren Durchmesser der Peripherie des Knotens parallel gelagert (Taf. XXVII, Fig. 7), einen Theil ihrer Fortsätze schicken sie in das Innere des Knotens zu den benachbarten Zellen und den anderen zu seiner Membran hin. Es ist schwierig zu beantworten, ob eine besondere physiologische Bedeutung den beschriebenen und vielen anderen Formen der sympathischen Ganglienzellen zuzuschreiben ist. Gewöhnlich sind die Zellen in den Knoten zerstreut; zuweilen aber, besonders in den Knoten des Pferdes, am Bindegewebe, das sie in einzelne Theilchen zu trennen scheint, findet man auch

mehr oder weniger abgesonderte Gruppen derselben (Taf. XXVII, Fig. 5), mit etwas eigenartiger Vertheilung der Zellen. Die letzteren liegen gewöhnlich an der Peripherie der Gruppe und entsenden in das Innere derselben zahlreiche, sich verzweigend und verwickelnd, protoplasmatische Fortsätze; die längsten Fortsätze gehen von der Gruppe aus und begeben sich zu den benachbarten oder weiter liegenden Ganglienzellen, von denen nach der Gruppe gerichtet gleiche Fortsätze ausgehen, so dass diese Gruppen nicht vollständig gesondert erscheinen, aber sich nur mehr oder weniger scharf von den sie umgebenden Glanglienzellen abgrenzen.

Die Axencylinderfortsätze treten häufig von der freien Aussenseite der die Gruppen bildenden Zellen aus. Was für Sinn und Bedeutung die Gruppen haben, ist schwer zu beantworten; es ist nur zu vermuthen, dass die physiologische Thätigkeit ihrer Zellen auch so übereinstimmend und einförmig, wie die Vertheilung dieser Zellen ist. Wir wollen von der Form und der Vertheilung der Ganglienzellen absehen und uns mit der ausführlicheren Beschreibung ihrer Fortsätze befassen. Zwischen den Fortsätzen müssen wir in jeder Zelle die protoplasmatischen Fortsätze oder Dendriten und einem Axencylinder- oder Nervenfortsatz-Neurit, unterscheiden. Diese Eintheilung ist nicht neu. Schon im Jahre 1868 hat Schwalbe (10) auf das Vorhandensein dieser Fortsätze aufmerksam gemacht; sichergestellt aber wurde diese Thatsache erst von späteren Autoren, die sich mit der Methode von Golgi befassten. Auf den Präparaten aus den sympathischen Knoten, welche nach dieser Methode behandelt wurden, sind Zellen mit Dendriten von der verschiedensten Grösse und Breite zu sehen. Die kürzesten Dendriten, die sich auch durch ihren verhältnissmässig kleinen Durchmesser auszeichnen, endigen nicht weit von ihrer Ursprungsstelle (Taf. XXVII, Fig. 13); die längeren und breiteren Dendriten gehen weiter und theilen sich in einiger Entfernung, wobei an den gewöhnlichen Theilungsstellen Verdickungen (häufig von dreieckiger Form) bemerkt werden können. Die somit entstandenen Aeste theilen sich wieder unter verschiedenen Winkeln und werden nach und nach feiner.

Ausser den Hauptästen schicken die Dendriten noch sehr feine Verzweigungen auf ihrer Bahn ab. Zuweilen zerfallen ein dicker protoplasmatischer Fortsatz, oder dessen Hauptäste in ein

Bündel von feinsten Fasern (Taf. XXVII, Fig. 10). Es werden auch, zwar nicht häufig, solche Dendriten beobachtet, die eine grosse Strecke unverzweigt verlaufen und später erst plötzlich in ein Bündel von feinsten Fasern zerfallen. Wenn auf dem Präparate blos ein Theil eines solchen Dendriten zu sehen ist und zwar derjenige, welcher der Zelle am nächsten liegt, und wenn das Verzweigungsgebiet nicht imprägnirt oder abgeschnitten wurde, so ist es sehr schwierig diese Fasern von den Axencylinderfortsätzen zu unterscheiden. Sich theilend und verfeinernd endigen die protoplasmatischen Fortsätze entweder frei zwischen den Zellen oder bilden Geflechte um dieselben (Nids pericellulaires Ramon y Cajal's). Eine Andeutung auf letzteren rührt noch von Bidder (11) her, mit voller Klarheit aber hat sie erst Ramon y Cajal constatirt. Diese Nester sind nicht als zufällige Gebilde zu betrachten, da sie immer vorhanden sind (Taf. XXVII, Fig. 12, 13 und 17). An der Formirung eines jeden derselben nimmt selten blos ein einziger Fortsatz Theil, häufiger betheiligen sich mehrere derselben, die zuweilen von verschiedenen Zellen ausgehen. Anderseits kommen Fälle vor, wo ein protoplasmatischer Fortsatz um 2—3 und noch mehr Zellen Geflechte bilden (Taf. XXVII, Fig. 12). Die Endverzweigungen der Dendriten, welche diese Verflechtungen bilden, umgeben entweder die ganze Peripherie der Zelle oder nur einen Theil derselben, wobei von ihnen nach dem Zellenleibe häufig feine kurze Fortsätze ausgehen, wie aus Taf. XXVII, Fig. 11 ersichtlich. Aehnliche Bilder sind auch auf den Zeichnungen von Ramon y Cajal, welche die Zellen des Pferdes darstellen, zu sehen. Es ist schwer zu erklären, warum manche Autoren, die sich mit der Methode von Golgi befassten, das Vorkommen von Nestern leugnen. Das Einzige, das zugegeben werden kann, ist, dass bei Embryonen und sehr jungen Thieren die die Nester bildenden Endverzweigungen dieser Fortsätze (wenigstens vieler derselben) zum Theil noch nicht vollständig ausgebildet, zum Theil so fein sind, dass sie nicht imprägnirt werden können. Ramon y Cajal, der anfänglich nur Knoten von Embryonen untersuchte, vermisste auch die Nester; er überzeugte sich von ihrem Vorhandensein und beschrieb sie erst dann, als er in seine Untersuchungen auch Knoten erwachsener Thiere einbezogen hatte.

Auch die Beobachtungen von Sala (19) scheinen unsere

Vermuthung zu unterstützen; bei jungen Thieren hat er nämlich zuweilen Nester gefunden, nie aber bei Embryonen. Wie sich die näheren Verhältnisse der rings um die Zellen befindlichen Geflechte zu den Zellen selbst gestalten, wagen wir nicht mit Bestimmtheit zu sagen. Insoweit wir nach unseren Präparaten urtheilen konnten, ruht dasselbe auf der Substanz der Zelle. Was die freien Endigungen protoplasmatischer Fortsätze, sowohl der selbständigen, wie auch der Verzweigungen derjenigen, die in der Bildung von den rings um die Zellen befindlichen Geflechten theilnehmen, anbetrifft, so ist von ihnen nur mit Vorbehalt zu sprechen, da es möglich erscheint, dass die weiteren Endigungen der Fortsätze ihrer Feinheit wegen nicht imprägnirt wurden. Interessant ist der Umstand, dass die feinsten Verzweigungen der Dendriten ihrem Aeussern nach sich gar nicht von denen der eintretenden Nervenfasern d. i. von den Axencylindern unterscheiden (Taf. XXVII, Fig. 6, 11 und 15).

Die Dendriten endigen immer in den Grenzen des betreffenden Knotens und treten nie aus dem einen in den anderen über. Wir konnten uns nie vom Gegentheil überzeugen, wie auch nicht davon, dass die protoplasmatischen Fortsätze auf der Peripherie des Knotens ein gemeinsames Geflecht bilden. Dies widerspricht vollständig den Beobachtungen des Prof. Dogiel, setzt aber deren Glaubwürdigkeit keinen Zweifel entgegen, sondern weist darauf hin, dass die Gruppen der sympathischen Nervenzellen der Gallenblasenwand keineswegs mit den grossen Knoten des Grenzstranges zu identificiren sind und dass sich die Verhältnisse zwischen den Zellen des sympathischen Nervensystems, wahrscheinlich an verschiedenen Orten ungleichen Functionen entsprechend nicht überall gleich gestalten. Die Function der Gruppen sympathischer Zellen, die in der Gallenblase vorkommen, ist in der That verhältnissmässig einförmig, was von den grossen Knoten, z. B. von dem oberen Halsknoten, dessen Function bekanntlich sehr verschiedenartig ist, nicht gesagt werden kann. Die Axencylinderfortsätze oder Neuriten gehen aus jeder Zelle in der Einzahl aus und nehmen ihren Ursprung entweder von dem Zellenleibe nicht selten mittelst einer kegelförmigen Verdickung, oder seltener von einem ihrer protoplasmatischen Fortsätze, gewöhnlich unweit der Zelle (Taf. XXVII, Fig. 6). Nach der Ausgangsstelle des Neuriten verfeinert sich rasch der pro-

toplasmatische Fortsatz und endigt bald (Taf. XXVII, Fig. 16). Die Neuriten zeichnen sich durch eine mehr oder minder gleichmässige Dicke während ihres ganzen Verlaufes innerhalb eines jeden Knotens aus (Taf. XXVII, Fig. 16, 17 und and.). Wir gebrauchen den Ausdruck „mehr oder minder," da auf denselben stellenweise nicht klar hervortretende Verdickungen, die aber ihre Allgemeingestalt nicht ändern, vorkommen. Sie theilen sich nie im Innern des Knotens. Prof. Dogiel hat auf Neuriten der sympathischen Zellen der Gallenblasenwand Collateralen und sogar zwei Formen derselben gefunden: die einen gehen von der kegelförmigen Verdickung aus, mit der der Axencylinder beginnt, die anderen zweigen sich von dem letzteren ab.

Wir haben verhältnissmässig oft auf unseren Präparaten beobachtet, dass von einer und derselben Verdickung ein Neurit und noch einer oder mehrere andere Fortsätze, die alle Merkmale der Dendriten besitzen, ausgehen (Taf. XXVII, Fig. 6, 16 und 17). Was die charakteristischen Collateralen der Axencylinderfortsätze anbetrifft, so konnten wir eine zeitlang das Vorhandensein derselben nicht beweisen. Als uns Prof. Kolossoff einst einen Neuriten in dem sympathischen Knoten der Katze, aus dem eine charakteristische Collaterale austrat, gezeigt hatte, haben wir dies als Ausnahme von der Allgemeinregel erklärt. Auch haben wir auf der Sitzung der Warschauer Russischen medicinischen Gesellschaft am 15. (3.) Februar des laufenden Jahres 1896 in der vorläufigen Mittheilung über unsere Arbeit das Vorhandensein von Collateralen in den Neuriten der sympathischen Knoten verneint. Erst, als Prof. Kolossoff kurz darauf auf einem anderen Präparate aus dem Knoten eines Pferdes uns wieder die charakteristischen Collateralen gezeigt hatte, haben wir die erwähnte Ansicht zurückweisen müssen, um so mehr als wir auf unseren Präparaten Collateralen gefunden haben, obwohl wir sie nicht mit verfolgen konnten. Uebrigens sind die Collateralen an sehr wenigen Neuriten zu sehen, gewöhnlich werden die letzteren ohne dieselben gefunden. Was für eine Ursache dem zu Grunde liegt, ob sie in der That dieselben vermissen, oder ob sie unimprägnirt geblieben, können wir nicht beantworten. Im Allgemeinen sind die Collateralen die feinsten Fäserchen, die mit Hilfe der Methode von Golgi entdeckt werden können. Wahrscheinlich ihrer Feinheit wegen hat sie Niemand

von denjenigen, die sich dieser Methode bei Bearbeitung dieses Themas bedienten, gesehen. Werden sämmtliche Verzweigungen der protoplasmatischen Fortsätze und sämmtliche Fasern, die die Theilung der eintretenden Nervenfasern erzeugt hatten, imprägnirt, so ist es nicht möglich, die feinsten Collateralen zwischen der ersteren und letzteren zu sehen; werden aber einzelne Zellen sammt ihren Fortsätzen imprägnirt, so bleiben die feinen Fasern gewöhnlich unimprägnirt und werden nur in Ausnahmefällen wahrgenommen.

Auf grösserer oder kleinerer Distanz von ihrem Ursprungsorte treffen die Neuriten mit anderen Neuriten zusammen und bilden kleine Bündel (Taf. XXVII, Fig. 9). Die letzteren machen grosse Biegungen und Wendungen zwischen den Zellen und treffen mit anderen gleichen Bündeln zusammen, aus denen noch grössere fast in gerader Richtung zu ihren Ausgangspunkten aus dem Knoten verlaufende Bündel gebildet werden.

Wir haben niemals sehen können, dass die Axencylinderfortsätze im Gebiete desselben Knotens mit Myelin bedeckt sind. Bis zum Austreten bleiben sie marklos und behalten diese charakteristische Form.

Die angeführten Resultate unserer Beobachtungen über die Formeigenschaften der sympathischen Ganglienzellen drängen uns die Ansicht auf, dass die Behauptung mancher Autoren (22), dass sich diese Zellen von den Cerebrospinalzellen durch die kürzere und geringere Verzweigung ihrer Fortsätze unterscheiden, keine genügende Gründe besitzt. Es ist in der That aus gut imprägnirten Präparaten leicht ersichtlich, dass den Zellen neben den kurzen auch lange Fortsätze eigen sind, deren Verzweigungen nicht minder zahlreich und complicirt erscheinen, als die der Dendriten von gewissen Zellen des Cerebrospinalnervensystems (Taf. XXVII, Fig. 8, 13 und 15). In dem letzteren aber, und nicht blos in den verschiedenen Organen desselben, sondern auch an verschiedenen Orten eines und desselben Organs, haben wir es mit einer solchen Mannigfaltigkeit der den verschiedenen Typen angehörigen Zellenformen zu thun, wie sie im sympathischen Nervensystem vermisst wird. Obwohl auch hier sich die Nervenzellen durch ihre Form voneinander unterscheiden, so ist dieser Unterschied immerhin viel kleiner, als im Centralnervensystem. Sämmtliche Zellen gehören hier einem und demselben Typus an, so

galt es wenigstens bisher. Auch wir können uns nicht im entgegengesetzten Sinne äussern, da unsere Untersuchungen nicht hinreichend sind, um sich entschieden darüber aussprechen zu dürfen. In den Knoten kommen markhaltige und marklose Nervenfasern vor, wovon nur die letzteren mit den Zellen organisch verbunden sind. Diese Thatsache ist gegenwärtig festgestellt und allgemein anerkannt, diese Feststellung aber erforderte viel Zeit und Mühe von Seiten der Gelehrten. Jetzt ist auch bekannt, dass nicht alle marklose Fasern mit den Zellen verbunden sind, sondern blos diejenigen, welche eine unmittelbare Fortsetzung ihrer Axencylinderfortsätze bilden. Solche aus dem Knoten austretende Fasern unterscheiden sich auch ihrer äusseren Form nach von den übrigen, auch marklosen Fasern, die aber in die Knoten eintreten: die ersteren sind dicker, nur hier und da mit nicht scharf ausgesprochenen Verdickungen versehen, zeigen mehr oder weniger gleichmässige Conturen und theilen sich nie von den Collateralen, die manche derselben besitzen, ausser im Gebiete des gegebenen Knotens. Die eintretenden marklosen Fasern dagegen sind etwas feiner, sind mit vielen auffälligen varicösen Verdickungen versehen und zerfallen in dem Knoten in feinste Fäserchen. Auf der Taf. XXVII, Fig. 18 sind drei Fasern abgebildet, von denen die eine (auf der Zeichnung die unterste) die Fortsetzung des Axencylinderfortsatzes der Zelle ist und die zwei anderen (oberen) zu den eintretenden gehören. Die eintretenden Fasern verlaufen in den Knoten eine Strecke lang den austretenden gleich, und zwar in Form grösserer oder kleinerer Bündel, später aber beginnen sie nach und nach auseinanderzugehen und zwischen die Ganglienzellen einzudringen. Hier verlaufen sie in den verschiedensten Richtungen, theilen sich in noch feinere Fasern und durchkreuzen sich, somit bilden sie ein dickes, später aber feineres und dichtes Geflecht (Taf. XXVI, Fig. 1 u. 3), von dem einzelne sehr feine Zweigchen ausgehen, welche die Ganglienzellen und deren Fortsätze in Form dichter „Faserkörbchen“ von allen Seiten umgeben; an der Bildung dieser Körbchen nehmen gewöhnlich die Verzweigungen mehrerer (nicht einer) eintretenden Fasern theil. Sie (die Körbchen) bestehen aus den feinsten Fäserchen, die dennoch ihre characteristische Form gleich den sie bildenden Fasern bewahren, d. h. sie sind mit vielen varicösen Verdickungen besetzt.

Unsere Fig. 4 (Taf. XXVI), die drei solcher Körbchen darstellt, demonstrirt am besten die erwähnten Verhältnisse. Es ist zu vermuthen, dass die Mehrzahl der in die Knoten eintretenden und dort endigenden marklosen Fasern zu den Cerebrospinalfasern gehören und blos einige zu den eigentlichen Fasern des sympathischen Systems, welche verschiedene Theile desselben verbinden; ihrem Aeusseren nach kann man sie aber nicht von einander unterscheiden: alle sind von mehr oder weniger gleicher Dicke und alle weisen die oben erwähnte characteristische Form auf. Mehrere Fasern sind Vasomotoren und innerviren die Blutgefässe des sympathischen Knotens. Auf den Präparaten sind nicht selten Bilder zu finden, wo eine oder mehrere Fasern von der Form der eintretenden sich zu dem arteriellen Stamme begeben, ein wenig neben ihm verlaufen, sich dann verzweigen und ihn von allen Seiten umwinden. Die näheren Verhältnisse zu den Zellen der sie umflechtenden Endkörbchen der eintretenden Fasern genau zu bestimmen, ist nach den Präparaten, die nach Golgi hergestellt sind, unmöglich. Sie scheinen mehr nach aussen von den rings um die Zellen befindlichen Nestern (nids pericellulaires), die die protoplasmatischen Fortsätze bilden, zu liegen und sich durch Contact zu berühren, gleich wie die Nester selbst die Substanz der von ihnen umhüllten Zellen berühren. Es ist erstaunenswerth, dass die beschriebenen Körbchen schon von mehreren alten Autoren gesehen worden sind, obwohl sie sich zu ihren Untersuchungen der Methode von Golgi, die sie leicht zu finden erlaubt, nicht bedienten. Courvoisier (7) z. B. stellt sympathische Zellen mit vielen Fortsätzen und sie umgebenden Fäserchen dar und zeigt uns auf vielen Fasern sogar varicöse Verdickungen. Leider wurden damals solche Bilder nicht dafür, wofür wir sie jetzt mit Recht betrachten, gehalten. Obwohl andererseits Remak (1) noch im Jahre 1837 behauptete, dass die Zellen der sympathischen Knoten von marklosen Nervenfasern umflochten sind, so hat doch diese Behauptung keine gebührende Aufmerksamkeit gefunden. Erst nach vielen Jahren, nachdem die Methode der histologischen Untersuchung des Nervensystems bedeutend vervollkommnet wurde, gelang es sich von der Richtigkeit der Behauptung des berühmten Gelehrten zu überzeugen. Neben den marklosen befinden sich im Knoten viele markhaltige Fasern, von denen viele durch den Knoten

blos durchgehen, ohne irgend welches Verhältniss zu seinen Zellen aufzuweisen. In Beziehung zu den letzteren stehen nur diejenigen Fasern, die, bevor sie in den Knoten eingetreten, oder nach ihrem Eintreten in denselben das Myelin verlieren (wie wir dies soeben gezeigt haben).

Auf Grund unserer Beobachtungen, die wir in dieser Arbeit auseinander gesetzt haben, gelangen wir zu folgenden Schlussfolgerungen:

1. Sämmtliche sympathische Knoten des Grenzstranges und die Bauchknoten bei Säugethieren, wenigstens bei denen, die wir untersuchten, sind nach einem und demselben Plan construirt.

2. Die Zellen dieser Knoten sind vorzugsweise multipolar und alle besitzen viele Fortsätze, wobei die peripheren Zellen sich durch nichts Besonderes von den centralen auszeichnen: zwischen ihren Fortsätzen sind protoplasmatische und ein Axencylinderfortsatz zu unterscheiden.

3. Die ersteren endigen im Bereiche des gegebenen Knotens, indem sie entweder nids pericellulaires des Ramon y Cajal auf den benachbarten Zellen bilden, oder frei zwischen den letzteren endigen; ihre feinsten Verzweigungen sind dabei ihrem Aeusseren nach fast gar nicht von den feinsten Fäserchen, in die sich die in den Knoten eintretenden und darin endigenden Nervenfasern zerspalten, unterscheidbar.

4. Die Neuriten der sympathischen Zellen treten aus dem Knoten aus, ohne sich zu theilen und blos selten characteristische Collateralen abgebend.

5. Die Zellen liegen gewöhnlich in dem Knoten ohne Ordnung, zuweilen aber bilden sie mehr oder weniger abgesonderte Gruppen, sich sehr characteristisch in denselben vertheilend.

6. Die eintretenden Fasern unterscheiden sich von den austretenden und endigen mit dichten Faserkörbchen rings um die Ganglienzellen und deren protoplasmatische Fortsätze. Dieselben Fasern senden auch Nerven an die Gefässe des Knotens ab.

7. Ihrem Aeussern nach unterscheiden sich die eintretenden Fasern gar nicht von einander.

8. Ihren Formeigenschaften nach unterscheiden sich die sympathischen Ganglienzellen durch nichts Wichtiges (ihren feinsten Bau ausser Acht lassend) von den Zellen des cerebrospinalen Nervensystems.

Literatur-Verzeichniss.

1. Robertus Remak, Observationes anatomicae et microscopicae de systematis nervosi structura. Diss. inaug. Berolini, 1838.
2. Valentin, Frorieps Not. 1837, N. 54. Cit. bei Remak.
3. Bidder und Volkmann, Die Selbständigkeit des sympathischen Nervensystems durch anatomische Untersuchungen. Leipzig, 1842.
4. C. Axmann, De gangliorum systematis structura penitiori, ejusque functionibus. Berolini, 1847.
5. Beale, On the structure of the so called apolar, unipolar and bipolar nerve cells of the frog. Philosoph. Transaction of Royal Soc. of Lond. 1863, year.
6. J. Arnold, Ueber die feineren histologischen Verhältnisse der Ganglienzellen in dem Sympathicus des Frosches. Virch. Archiv, Bd. XXXII, 1865.
7. L. G. Courvoisier, Beobachtungen über den sympathischen Grenzstrang. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. II, 1866.
8. A. G. Guye, Die Ganglienzellen des Sympathicus beim Kaninchen. Centralbl. f. d. medicin. Wissenschaft. 1866, Nr. 56.
9. O. Fraentzel, Beitrag zur Kenntniss von der Structur der Spinalen und sympathischen Ganglienzellen. Virchow's Arch. Bd. XXXVIII, 1867.
10. G. Schwalbe, Ueber den Bau der Spinalganglien nebst Bemerkungen über die sympathischen Ganglienzellen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. IV, 1867.
    Derselbe, Lehrbuch der Neurologie. Sympath. Nervensyst. Erlangen, 1881, S. 983.
11. F. Bidder, Die Nervi Splanchnici und das Ganglion coeliacum. Arch. f. Anat., Physiologie, v. Reichert, 1868.
12. S. Mayer, Das sympathische Nervensystem. Stricker's Handbuch der Lehre v. d. Geweben d. Menschen und d. Thiere, Bd. II. Leipzig, 1872.
13. R. Arndt, Untersuchungen über die Ganglienkörper des Nervus sympathicus. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. X, 1874.
14. L. Ranvier, Traité technique d'histologie. Paris, 1889. Ganglions et cordons sympathiques. P. 786.
15. A. Kölliker, Histologische Mittheilungen. Sitzungsberichte der Physic.-Med. Gesellschaft zu Würzburg, 1889, October.
    Derselbe, Der feinere Bau und die Functionen des sympathischen Nervensystems. Aus d. Sitzungsber. d. Physic.-Med. Gesellsch. zu Würzburg, 1894.
16. S. Ramon y Cajal, Pequenas contribuciones . . . I. Estructura y conexiones de los ganglios simpathicos. Barcelone, 1891, Cit. von V. Gehuchten.
    Derselbe, Pequenas contribution . . . 6. Algunos detallos mas sobre las celulas simpaticas. Barcelone, Aout 1891. Cit. idem.

Derselbe, Notas preventinas . . . II. Estructura del gran simpathico de los mamiferos. La gacet. sanitaria, 1891, Decembre. Cit. idem.

Derselbe, Neue Darstellung vom histologischen Bau des Centralnervensystems. Arch. f. Anatom. u. Physiolog. 1891, H. V u. VI. Nervenganglien S. 411.

17. A. van Gehuchten, Les cellules nerveuses du sympathique chez quelques mammiferes et chez l'homme. „La cellule". 1892. T. VIII.
18. G. Retzius, Ueber den Typus der sympathischen Ganglienzellen der höheren Wirbelthiere. Biologische Untersuchungen. Neue Folge III, 7 u. 8, 1892.
19. L. Sala, Sur la fine anatomie des ganglions du sympathique. Arch. italien de biologie. 1893, T. XVIII, F. III.
20. M. v. Lenhossék, Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden, 1894.

Derselbe, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuster Forschungen. Berlin, 1895.

21. A. Dogiel, Zur Frage über den feineren Bau des sympathischen Nervensystems bei den Säugethieren. Arch. f. mikrosk. Anatom. Bd. 46, S. 305, 1895.

Derselbe, Zur Frage über die Ganglien der Darmgeflechte bei den Säugethieren. Anat. Anzeig. Bd. X, Nr. 16, 1895.

22. Boehm und Davidoff, Lehrbuch der Histologie des Menschen. Wiesbaden, 1895.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVI u. XXVII.

Die Abbildungen sind mit Hilfe des Apparats Abbé (neuester Construction) von Dr. Kutschinsky gemacht.

Tafel XXVI.

Fig. 1. Der untere Halsknoten des Pferdes. Verzweigung der in den Knoten eintretenden und sich darin mit einer Geflechtbildung rings der sympathischen Zellen endenden Fasern. Apochr. Zeiss à 8 mm, Ocul. compens. 8.

Fig. 2. Der untere Halsknoten des Hundes. Zelle, von deren Axencylinderfortsatz zwei characteristische Collateralen abgehen, Apochr. 8 mm, Ocul. compens 4.

Fig. 3. Der untere Halsknoten des Pferdes. Bündel eintretender Fasern, die sich zu verästen und zu verflechten anfangen. Apochr. 8 mm, Ocul. comp. 6.

Fig. 4. Der obere Halsknoten der Katze. Feinste Verzweigungen der rings der sympathischen Zellen Körbe bildenden eintretenden Fasern. (Eine derselben ist gelb gefärbt.) Apochr. 8 mm. Ocul. comp. 8.

Tafel XXVII.

Fig. 5. Der untere Halsknoten des Pferdes. Zwei Zellengruppen mit eigenartiger Vertheilung. Apochr. 16 mm, Ocul. comp. 4.

Fig. 6. Der untere Halsknoten des Pferdes. Spindelförmige Zelle, deren Axencylinderfortsatz von einem der protoplasmatischen Fortsätze abgeht. Apochr. 8 mm, Ocul. comp. 6.

Fig. 7. Der obere Halsknoten des Pferdes. Peripherische Ganglienzelle; Knotenhülle mit einer gelben Linie vorgezeichnet. Apochr. 8 mm, Ocul. comp. 6.

Fig. 8. Der untere Halsknoten des Pferdes. Characteristische zweigreiche Zelle mit feinsten protoplasmatischen Fortsätzen-Endungen. Apochr. 8 mm, Ocul. comp. 8.

Fig. 9. Der obere Halsknoten des Pferdes. Zelle, deren Neurit sich in ein Bündel von Axencylinder legt, und einer der Dendriten Korbzelle bildet. Apochr. 8 mm, Ocul. comp. 8.

Fig. 10. Der untere Halsknoten des Hundes. Ein protoplasmatischer Fortsatz (die Zelle ist nicht vorgezeichnet) verzweigt sich in feinste Fasern. Apochr. 8 mm, Oc. comp. 8.

Fig. 11. Der obere Halsknoten der Katze. Zwei protoplasmatische Fortsätze, von einer (nicht vorgezeichneten) Zelle stammende, bilden eine Korbzelle rings der Nebenzelle, welche mit gelber Farbe vorgezeichnet ist. Apochr. 8 mm, Ocul. comp. 8.

Fig. 12. Der obere Halsknoten des Pferdes. Der protoplasmatische Fortsatz (einer nicht aufgezeichneten Zelle) nimmt an der Bildung dreier Korbzellen Theil. Apochr. 8 mm, Oc. comp. 6.

Fig. 13. Der untere Halsknoten des Pferdes. Zelle mit vielen verzweigenden Fortsätzen, von denen zwei rechts gehende eine Korbzelle bilden. Apochr. 8 mm, Oc. comp. 6.

Fig. 14. Der Kreuzknoten des Hundes. Eine seiner Zellen. Apochr. 8 mm, Ocul. comp. 6.

Fig. 15. Der obere Bauchknoten der Katze. Zelle mit verzweigenden protoplasmatischen Fortsätzen. Apochr. 8 mm, Oc. comp. 6.

Fig. 16. Der untere Halsknoten des Pferdes. Characteristische, zwiebelartige Zelle, deren Axencylinderfortsatz von einem für ihn und für die protoplasmatischen Fortsätze allgemeinen Vorsprung abgeht und sich als Stengel hebt. Apochr. 8 mm, Oc. comp. 6.

Fig. 17. Der obere Halsknoten des Menschen. Ganglienzelle, eines, deren protoplasmatische Fortsätze eine Korbzelle bildet; Axencylinderfortsatz geht aus dem Dendrit hervor. Apoch. 8 mm, Oc. comp. 6.

Fig. 18. Der untere Halsknoten des Pferdes. Drei Fasern: die zwei oberen — eintretende und das untere — austretende. Apochr. 8 mm, Oc. comp. 6.

Zur Systematik der Nematoden nebst Beschreibung neuer Arten.

Von

Dr. v. Linstow in Göttingen.

Hierzu Tafel XXVIII.

Die Gelegenheit zur Untersuchung der ersten vier hier angeführten Nematoden-Arten verdanke ich der Güte des Herrn Professor Dr. M. Braun in Königsberg, wofür ich an dieser Stelle nochmals verbindlichst danke.

Spiroptera pigmentata n. sp. (Fig. 1—5).

Die Art lebt im Dünndarm von Cercopithecus albigularis Sykes; das äussere Ansehen erinnert an Ascaris. Die Cuticula ist 0,017 mm dick und in Abständen von 0,010 mm regelmässig geringelt; die äussere Schicht ist mit schwarzen Pigmentkörnchen durchsetzt, die besonders dicht stehen in den Grenzen der Hautringel und des Nervenringes; die unteren Hautschichten sind mächtiger und scheiden sich in eine äussere, stärkere, unfärbbare und eine innere, schwächere, wenig färbbare Lage; am Kopfende ist die Haut stark verdickt (Fig. 2).

Die Muskeln sind ähnlich wie bei Ascaris gebildet und werden ähnlich wie bei diesem Genus in den Seitenlinien durch starke, auf Querschnitten pilzförmige Wülste getrennt, welche die Muskeln nach innen weit überragen und an der Innenseite ein grosses Gefäss führen, das vorn in der Oesophagusgegend noch grösser wird (Fig. 3 *g*); die Basis der Seitenwülste ist klein im Verhältniss zu ihrer Entwicklung nach innen (Fig. 3); sie sind in eine dorsale und ventrale Hälfte getheilt und messen im transversalen Durchmesser 0,28 mm, im dorsoventralen 0,42 mm. Das Gefäss in ihnen wird vorn kreisrund mit einem Durchmesser von 0,023—0,031 mm; die Gefässe der beiden Seiten convergiren schliesslich nach vorn und nach der Ventrallinie und verschmelzen zu einem dickwandigen, 0,022 mm starken Stamm, der 0,44 vom Kopfende in der Ventrallinie im Porus excretorius mündet.

Die Mundöffnung ist quergestellt und von 6 convergirenden, kegelförmigen Zähnen umgeben (Fig. 1); weiter nach aussen stehen in den Median- und Submedianlinien 2 Kränze von je 6 Papillen (Fig. 1). Der Oesophagus ist sehr merkwürdig gebaut; er stellt zunächst ein weites Rohr dar, das im Verlauf nach hinten eine Schlinge macht (Fig. 2); die Entfernung vom Mundende bis zur zweiten Abtheilung beträgt beim Männchen, ohne die Schlinge zu rechnen, 0,39 mm und die Breite 0,18 mm; dann folgt ein muskulöser Theil von 0,66 mm Länge, der vorn 0,25 mm und hinten 0,11 mm breit ist (Fig. 2), und dann eine dritte 8,89 mm lange und hinten 0,33 breite Abtheilung. Der merkwürdige vordere Theil, welcher die Schlinge macht, besteht aus radiär gestellten Blättern von Längsfibrillen, aussen mit einer dünnen Ringmuskelschicht und Tunica propria. Der Darm ist dicht hinter dem Oesophagus 0,18 mm, weiter hinter 0,28 mm breit. Der Nervenring beginnt 0,26 mm vom Kopfende.

Das Männchen ist 52 mm lang und 1 mm breit; der Oesophagus nimmt $^1/_8$, das Schwanzende $^1/_{108}$ der Gesammtlänge ein; die beiden Spicula sind sehr ungleich; das rechte ist kurz und breit, 0,75 mm lang und 0,026 mm breit, es ist nur wenig gekrümmt und am Ende verdickt wie eine Säbelscheide; das linke ist 6,5 mm lang und 0,017 mm breit und stark gekrümmt; der Stützapparat ist dreischenklig. Das Schwanzende ist in 2 eng aneinander liegenden Spiraltouren eingerollt und unsymmetrisch, da die Bursa links viel schmaler ist als rechts. Die Cuticula zeigt hier schmale, unterbrochene Längsleisten (Fig. 4). Jederseits stehen 5 prä- und 1 postanale langgestielte Papillen, die 1. und 2. wie die 3. und 4. genähert, die 5. dicht vor der Kloakenöffnung (Fig. 4).

Das Weibchen wird bis 78 mm lang und 1,50 mm breit, das Schwanzende ist gerade gestreckt, kegelförmig und ohne scharfe Spitze; das Schwanzende macht $^1/_{91}$ der Gesammtlänge aus. Die Vulva liegt weit nach vorn, so dass der durch sie gebildete vordere Körpertheil sich zum hinteren verhält wie 3:13; die Vagina ist 0,10 mm breit, die 0,022 mm dicke Wandung zeigt sehr kräftige Ringmuskeln; die kreisrunde 0,07 mm grosse Vulva hat einen breiten Cuticularrand; der doppelte Uterus ist von zahllosen Eiern gefüllt; er ist dünnwandig und 0,14 mm breit, die Ovarien aber sind sehr dickwandig und haben einen

Querdurchmesser von 0,062 mm; die 0,039 mm langen und 0,023 mm breiten Eier enthalten einen entwickelten Embryo; die Schale ist doppelt, die äussere Lage ist an den Polen gerade gestutzt, so dass die Form viereckig wird (Fig. 5).

Das Genus Spiroptera wurde mit Histiocephalus, Dispharagus und Filaria von Schneider zu dem Genus Filaria vereinigt; charakteristisch sollten am männlichen Schwanzende jederseits 4 präanale Papillen sein, eine Zahl, die aber häufig überschritten wird. Das Genus Spiroptera lebt vorwiegend in Vögeln, seltener in Säugethieren; ob die wenigen in Fischen und Reptilien gefundenen Arten hierher gehören, ist zweifelhaft; das bewohnte Organ ist Oesophagus, Magen und Darm, bei Vögeln leben die Arten auch zwischen den Magenhäuten, in den Sehnenscheiden der Füsse, unter der Nickhaut der Augen, in Gelenken; beim Männchen ist das Schwanzende vielfach spiralig eingerollt; die Vulva liegt nicht, wie bei Filaria so häufig, ganz vorn am Kopfende, sondern weiter nach hinten, wenn auch in der vorderen Körperhälfte.

Das Genus Filaria lebt fast nie im Verdauungstract seines Wohnthieres; der Hauptunterschied aber zwischen Spiroptera und Filaria liegt in der Entwicklung des Seitenfeldes, das bei Spiroptera auf Querschnitten mit schmaler Wurzel entspringt und nach innen, die Muskeln weit überragend, breit vortritt, während es bei Filaria sehr breit der Haut anliegt, mitunter $^1/_6$ des Umfanges des Körpers einnehmend, und nicht dicker ist als die Muskelschicht.

Filaria australis n. sp. (Fig. 6—7)

aus der Leibeshöhle von Petrogale penicillata Gray in Australien. Die Körperform ist schlank und langgestreckt; die Cuticula ist 0,0087 mm breit und ist in Abständen von 0,001 mm quergeringelt; das Kopfende ist abgerundet, in den Submedianlinien stehen 4 grosse Papillen; in den Seitenlinien stehen 0,53 mm vom Kopfende Nackenpapillen, der Nervenring liegt 0,32 mm vom Kopfende entfernt.

Das Männchen ist 100 mm lang und 0,47 mm breit; das Schwanzende macht 2 lockere Windungen; der sehr kurze Oesophagus nimmt nur $\frac{1}{43,4}$, das abgerundete Schwanzende $\frac{1}{123,5}$

der Gesammtlänge ein; die Spicula sind sehr ungleich (Fig. 6); das grössere ist 0,97 mm lang und an der Wurzel 0,026 mm, an der säbelförmig gekrümmten Spitze aber nur 0,011 mm breit; das kleinere hat eine Länge von 0,24 mm und an der Basis eine Breite von 0,062 mm; am Ende steht ein stumpfer Haken; ein Stützapparat (Fig. 6 *st*) ist 0,079 mm lang; jederseits stehen 4 prä- und 5 postanale Papillen.

Das Weibchen ist 205 mm lang und 0,71 mm breit; der Körper ist sehr langgestreckt und an beiden Körperenden verdünnt; der Oesophagus macht nur $^1/_{72}$, der Schwanz $\frac{1}{45{,}3}$ der ganzen Länge aus; das Schwanzende ist, abgesehen von den Grössenverhältnissen, ebenso geformt wie das männliche; der Anus ist quer gestellt; die Vulva liegt 8,89 mm vom Kopfende und theilt den Körper im Verhältniss von 1 : 22, der sehr dünne Darm hat einen Durchmesser von 0,079 mm.

Sehr merkwürdig ist, dass die sehr kleinen Eier gar keine Schale haben; sie sind 0,0234 mm lang und 0,0156 mm breit; die Masse der Furchungskugeln entbehrt jeder Hülle, und die 0,135 langen und 0,0052 mm breiten Embryonen, die vorn abgerundet, hinten zugespitzt sind, liegen aufgerollt ohne Eihülle im Uterus (Fig. 7).

Eisig erwähnt kurz einer nicht weiter benannten Filarie aus einem Känguru, Halmaturus Benetti Wath., das im Pericard, scheinbar aus der Pulmonararterie eingewandert, gefunden wurde; es waren ein 90 und ein 100 mm langes Weibchen von 0,5 mm Breite, am Kopfe standen 2 Kränze von je 6 Papillen, die Vulva lag 5 mm hinter dem Kopfende, der Oesophagus nahm $^1/_{40}$ der ganzen Länge ein und das Schwanzende war zugespitzt (Zeitschr. für wissensch. Zoolog. XX, 1870, pag. 99—102, tab. XI, Fig. 1—2).

Strongylus Brauni n. sp. (Fig. 8—11)

eine Art, die ich mir erlaube nach Herrn Professor Dr. M. Braun in Königsberg zu benennen; sie fand sich in der Lunge einer Viverra zibetha L., die im Mai 1896 von Hagenbeck bezogen und im Thiergarten in Königsberg gestorben war.

Der Körper ist sehr fein und zerreisslich, die Haut ist stellenweise ungemein dick aufgetrieben und hyalin; sie zeigt gewellte Längslinien in regelmässigen Abständen von 0,0045 mm;

die Muskulatur ist schwach entwickelt, 0,0106 mm dick, sie nimmt $^1/_{36}$ des Körperdurchmessers ein; zwischen ihr und der Cuticula liegt die feine, hyaline, 0,0017 mm mächtige Subcuticula; der Nervenring liegt 0,18 mm, die Excretionsöffnung 0,26 mm vom Kopfende, die Mundöffnung ist kreisrund, 0,004 mm gross, Papillen finden sich in der Umgebung nicht (Fig. 8).

Das Männchen ist 16,19 mm lang und 0,28 mm breit, sehr langgestreckt und schmal; der innere Körper ohne die mächtige Cuticula ist nur 0,19 mm breit; letztere misst 0,044 mm, also $^1/_6$ des ganzen Durchmessers; der Oesophagus ist nur 0,29 mm lang oder $^1/_{56}$ der ganzen Thierlänge, und ist vorn 0,026 mm, hinten 0,044 mm breit, der Darm ist schwarz und 0,10 mm breit. Die Cirren sind sehr merkwürdig gebaut (Fig. 11) und zeigen Längsrippen; sie sind 0,22 mm lang, der angelhakenförmige Stützapparat (Fig. 11 *st*) 0,079 mm. Die Bursa ist dreilappig (Fig. 9, 10); der mittlere Lappen ist klein und kegelförmig; sie wird gestützt durch 5 Rippen (Fig. 10); die paarigen äusseren tragen je 2, die inneren je 3 Tastpapillen.

Die Weibchen lagen in wurstförmigen, einige mm langen, weisslichen, bindegewebigen Kapseln, aus denen sie nicht heil entwickelt werden konnten, sodass ich ihre Länge nicht angeben kann; ich schätze sie auf etwa 50 mm, die Breite beträgt 0,43 mm, die Cuticula misst 0,026 mm oder $^1/_{32}$ des Durchmessers; vorn aber ist der Körper 0,46 mm breit, der Körper ohne die Cuticula 0,18 mm, die letztere 0,13 mm oder $^3/_{10}$ des Durchmessers; auch am Schwanzende ist die Cuticula sehr mächtig; der Körper ist hier 0,18 mm breit und die Cuticula 0,053 mm oder $^3/_{10}$ des Durchmessers. Der Oesophagus hat nur eine Länge von 0,31 mm und ist vorn 0,026, hinten 0,044 mm breit. Eine Uterusschlinge reicht bis 0,57 mm vom Schwanzende; der Anus steht fast terminal, er ist nur 0,104 mm vom Schwanzende entfernt; er führt in ein 0,078 mm langes Rectum, an dessen Beginn der Darm eine Einschnürung zeigt; letztere ist schwarz pigmentirt. Der Uterus ist 0,25, das Ovarium 0,044 mm breit, die ungemein zahlreichen Eier sind 0,055 mm lang und 0,039 mm breit, die Art ist vivipar. Die Embryonen sind sehr lebhaft, sie sind 0,23 mm lang und 0,013 mm breit, ihr Oesophagus nimmt $\frac{1}{4,5}$, ihr Schwanz $\frac{1}{8,5}$ der Gesammtlänge ein.

Filaria horrida Dies. (Fig. 12—18)

gefunden in der Brust- und Leibeshöhle, zwischen den Schenkelmuskeln, unter der Haut am Schenkel, im Magen von Rhea americana, neuerdings von Berg merkwürdiger Weise in einem Ei von Rhea americana.

Die Beschreibungen von Diesing und Schneider sind in manchen Punkten nicht zutreffend, daher ich die Art einer neuen Untersuchung unterzogen habe.

Die Cuticula ist sehr derbe, beim Männchen 0,016 mm, beim Weibchen 0,018 mm dick; aussen liegt eine 0,0021 mm starke Grenzmembran, die Hauptschicht besteht aus mehreren Lagen; man findet eine gröbere Querringelung in Abständen von 0,055 mm und eine feine in solchen von 0,0073 mm.

Diesing beschreibt kurz gestielte, tellerförmige Organe mit einer kleinen Oeffnung in der Mitte, die er für zur Athmung dienende Hauptporen hält; ich habe davon nichts gesehen.

Die Muskulatur ist kräftig entwickelt, ähnlich wie bei Ascaris gebildet und in den 4 Hauptlinien durch schwache Vorbuchtungen der Subcuticula unterbrochen.

Das Rücken- und Bauchfeld ist schmal, die Seitenfelder aber sind breit und nehmen $^1/_{13}$ des ganzen Körperumfanges ein; sie haben nur die Dicke der Muskulatur und ragen nach innen nicht über dieselbe hinaus; sie sind durchsetzt mit kugelförmigen Kernen, die ein Kernkörperchen enthalten. Der Nervenring ist 0,57 mm vom Kopfende entfernt; er ist sehr stark entwickelt und sendet 4 breite Nervenzüge in den Submedianlinien an die Muskulatur zwischen den 4 Stützen des Oesophagus.

Am Kopfende stehen rechts und links von der dorsoventral gerichteten Mundöffnung 2 gestutzte, kegelförmige, 0,044 mm hohe Lippen (Fig. 12); nach aussen von jeder findet sich ein kleiner Kegel (Fig. 14); sie stehen in einer nach der Seite gerichteten dreilappigen Figur (Fig. 14); in den dorsalen und ventralen Lappen steht eine kleine Papille, im Mittellappen aber die Oeffnung eines Kanals (Fig. 14 *ö*); in der Bucht zwischen dem Mittel- und den Seitenlappen steht eine grosse, ovale Papille; der Mittellappen trägt aussen kleine Stacheln. Diesing beschreibt und zeichnet in jeder Submedianlinie 2 gleich grosse, spitze Papillen; Schneider hält die beiden Oeffnungen im Mittellappen für Papillen.

Der Oesophagus hat vorn eine 0,57 mm lange und 0,24 mm breite Abtheilung, dann verbreitert er sich plötzlich auf einen Durchmesser von 0,53 mm, das im Querschnitt dreischenklige Lumen (Fig. 13) vergrössert sich dabei nicht, nur die Wandung verdickt sich; unregelmässig radiär gestellte, lockere Muskelzüge bilden die Hauptmasse; im schmaleren, vorderen Theil sieht man seitlich jederseits einen Gefässquerschnitt, der Ausmündungsgang einer Drüse, der aussen am Kopfende in der beschriebenen Oeffnung jederseits mündet. Der ganze Oesophagus nimmt nach Diesing $^1/_7$ der ganzen Thierlänge ein.

Der Darm ist beim Weibchen 0,40 mm breit; aussen sieht man eine derbe, hyaline Tunica propria von 0,0069 mm Dicke, dann folgt eine durchschnittlich 0,052 mm Epithelzellenschicht; die Zellen sind von der Fläche gesehen polygonal mit kugelförmigem Kern und Kernkörperchen; hinten wird der Darm immer dünner, ist endlich nur 0,07 mm breit und endigt blind, ohne Anus.

Das Männchen ist 205 mm lang und 1,2 mm breit; Diesing gibt die Länge auf 325 mm, die Breite auf 2,26 mm an; Schneider fand nur eine Länge von 130 mm. Diesing sagt, der Hoden sei in der Gegend des Oesophagus gespalten, was ich nicht gefunden habe. Die Cirren sind gewellt und sehr ungleich an Länge; der rechte ist 0,33, der linke 0,95 mm lang, an der Wurzel haben beide 2 nach hinten gerichtete Haken, die an den Handgriff eines Stockes erinnern (Fig. 15). Jederseits stehen am Schwanzende 10 Papillen, 6 prä- und 4 postanale (Fig. 15); eine dicht vor und eine seitlich von der Cloake, eine am Schwanzende und 2 nebeneinander dicht davor; Schneider's Diagnose „vier präanale Papillen jederseits“ für Filaria ist also auch hier nicht zutreffend.

Das Weibchen ist 618 mm lang und 2,3 mm breit; Diesing gibt die Länge mit 974 mm, die Breite mit 3,39 mm an, und Schneider beschreibt ein 1350 mm langes Weibchen. Der Körper ist vorn breiter als hinten. Die Vulva liegt ganz vorn, nur 1 mm vom Kopfende; die Vagina ist 12,24 mm lang und 0,32 mm breit und zeigt rosenkranzartige Anschwellungen; ihr Bau ist sehr merkwürdig; aussen findet sich eine feine Grenzmembran, darunter liegt eine dünne Schicht von Längsmuskeln (Fig. 16); dann folgt eine breite Schicht, in der Fasern sich in

jeder Richtung kreuzen, zwischen die Kerne eingelagert sind; weiter nach innen liegt eine mächtige Lage von Ringmuskeln, dann kommen im Querschnitt rundliche Epithelzellen mit Kern und Kernkörperchen, die langgestreckt und spindelförmig sind, das Lumen kleidet eine hyaline, 0,0018 mm dicke Grenzmembran aus (Fig. 16). Die Uteri sind 0,71 mm breit, beim Uebergang in das Ovarium 0,62 mm; das eine Ovarium entspringt aus dem Uterus ganz vorn, das andere ganz hinten im Körper. Die Ovarien sind, wo sie vom Uterus abgehen, 0,22 mm, nach dem Ende zu 0,14 mm breit und verhältnissmässig dickwandig (Fig. 17). Von den Ovarien entspringt das eine am Kopfende, das andere 1,8 mm vom Schwanzende; sie besitzen eine sehr breite, hyaline Hülle, dann folgt eine parenchymatöse und auf diese eine Epithelschicht mit Kernen. Die Eier sind 0,050 mm lang und 0,034 mm breit; die dicke Schale besteht aus einer schwächeren äusseren und einer stärkeren inneren Lage; der Embryo ist bereits völlig entwickelt.

Cucullanus Dumerilii Perrier. (Fig. 19—26)

Diese Art verdanke ich der Güte des Herrn Dr. Bolau in Hamburg, welcher mir die Exemplare, die aus Emys spec.? aus dem dortigen zoologischen Garten stammen, vor mehreren Jahren schickte, wofür ich nochmals bestens danke.

Perrier beschrieb (Annal. sc. natur. 5. ser., zool. t. XV, Paris 1872, pag. 1—8, tab. III, fig. 1—4) diese Art, doch stand ihm nur 1 Männchen zur Verfügung, daher ich die Beschreibung in manchen Punkten vervollständigen kann.

Die Farbe ist nach Perrier beim frischen Exemplar weiss, nicht roth wie bei Cucullanus elegans.

Die Haut ist 0,0078 mm dick, aussen liegt eine feine Grenzmembran, darunter zwei derbere Schichten. Die kräftig entwickelte Muskulatur erinnert an die von Ascaris (Fig. 24); in den Seitenlinien stehen 2 Wülste, welche die Muskeln trennen; sie überragen die letzteren nach innen erheblich, sind auf dem Querschnitt pilzförmig und sind in eine dorsale und ventrale Hälfte getheilt. Die Excretionsöffnung liegt 0,48 mm vom Kopfende. Die Mundöffnung ist dorsoventral gestellt; sie führt in einen dickwandigen Mundbecher von ovalem Querschnitt (Fig. 20, 21), dessen grösserer Durchmesser dorsoventral liegt; die

Seitenwände sind innen von je 8 nach innen vorspringenden Leisten gestützt (Fig. 19, 21); weiter nach hinten folgt eine Einschnürung, und darauf ein ringförmiger Körper; dorsal und ventral legen sich an diesen 2 Körper als Stützen, die 3 nach hinten divergirende Ausläufer haben (Fig. 22, 23); Perrier und Dujardin sprechen von 2 Kopfkappen oder valves laterales, bei dieser Art ist die Mundhöhle aber ringförmig von einer starren Wandung umgeben, sodass die Bezeichnung Cucullanus hier nicht zutreffend ist. Der Oesophagus besteht, ähnlich wie bei Cucullanus elegans, aus 2 Abschnitten, die beide mit einer geringen Anschwellung endigen; die vordere Abtheilung ist rein muskulös, die hintere mehr drüsiger Natur; die Länge des vorderen Abschnittes verhält sich zu der des hinteren wie 2:3; das Lumen des vorderen Abschnittes ist von 6 Chitinlamellen begrenzt (Fig. 24, 25); an der ventralen Seite erkennt man den Querschnitt einer Drüse (Fig. 24).

Der Nervenring liegt 0,24 mm vom Kopfende, der Excretionsporus 0,48 mm.

Das Männchen ist 12 mm lang und 0,31 mm breit; das stark gekrümmte Spiculum misst 8,62 mm und trägt am Ende einen kleinen Querast (Fig. 26); das Kopfende ist 0,16 mm breit, der Mundbecher 0,13 mm; der Oesophagus nimmt $\frac{1}{8,5}$, das Schwanzende $^1/_{86}$ der Gesammtlänge ein; man zählt 7 prä- und 6 postanale gestielte Papillen jederseits (Fig. 26). Das Weibchen erreicht eine Länge von 19 und eine Breite von 0,53 mm. Das Kopfende ist 0,18 und der Mundbecher 0,17 mm breit; der Oesophagus macht $\frac{1}{13,7}$ und der Schwanz $^1/_{48}$ der ganzen Thierlänge aus; die Vulva liegt kurz vor der Körpermitte und theilt den Körper so, dass der durch sie gebildete vordere Abschnitt sich zum hinteren verhält wie 4:5. Die Eier enthalten einen entwickelten Embryo und sind 0,065 mm lang und 0,036 mm breit.

Angiostomum rubrovenosum Schneider. (Fig. 27.)

Schneider fand in der Lunge von Bufo vulgaris hermaphroditische Nematoden, welche dem bekannten Angiostomum nigrovenosum der Frösche sehr ähnlich waren und sich wie diese entwickelten; die Embryonalform wird im Freien zu einer kleinen

zweigeschlechtlichen und die Nachkommen dieser wachsen in den Lungen der Amphibien wieder zu der grossen hermaphroditischen aus. Schneider untersuchte nur die freilebenden Männchen von Ang. rubrovenosum (Monographie der Nematoden, Berlin 1866, Pag. 318, Tab. XXVI, Fig. 4) auf die Unterschiede mit Ang. nigrovenosum (Pag. 316—318, Tab. XXVI, Fig. 5). Ich habe alle Entwicklungsformen beider Arten mit einander verglichen und dabei folgendes gefunden:

Grosse, parthenogenetische Lungenform.

Bei Ang. rubrovenosum ist der Mundbecher 0,014 mm lang und 0,015 mm breit, bei Ang. nigr. ist er viel grösser, die Länge beträgt 0,13 mm, die Breite 0,06 mm; Die Geburtsöffnung liegt bei Ang. rubr. vor (25:29), bei Ang. nigr. hinter der Mitte (8:7); Die Eier sind bei Ang. rubr. 0,13 mm lang und 0,053 mm breit, bei Ang. nigr. messen sie 0,09 und 0,048 mm.

Zwischen der Embryonalform der Lungenparasiten beider Arten vermochte ich Unterschiede nicht zu finden; die Länge beträgt 0,48—0,56 mm; die Breite 0,026—0,03 mm; der Oesophagus nimmt $\frac{1}{3,7}$, der Schwanz $\frac{1}{7,3}$ der ganzen Länge ein, der Oesophagus hat einen doppelten Bulbus, im hinteren stehen schwache Ventilzähne.

Die freilebenden Männchen messen 0,62—0,68 mm in der Länge und 0,029—0,036 mm in der Breite; bei Ang. rubr. ist die Bursa am Schwanzende schmal und lässt das letzte Viertel des Schwanzes frei, jederseits stehen 3 prä- und 7 postanale Papillen (Fig. 27); dagegen hat Ang. nigr. eine Bursa, die bis zur Schwanzspitze reicht und 4 prä- und 3 postanale Papillen.

Die freilebenden 0,92—0,98 mm langen und 0,061—0,072 mm breiten Weibchen bieten keine Unterschiede.

Die Embryonalform der freilebenden Generation, die in der Lunge wieder zu dem grossen Parasiten auswächst, ist 0,55 bis 0,58 mm lang und 0,021—0,026 mm breit; der Oesophagus nimmt bei Ang. rubr. $\frac{1}{3,2} - \frac{1}{4}$, der Schwanz $\frac{1}{5,8}$ der ganzen Länge ein, bei Ang. nigr. $\frac{1}{4,9}$ und $\frac{1}{6,8}$.

Die folgenden drei Arten habe ich zur Feststellung ihrer Unterbringung im System nur auf die Seitenfelder untersucht.

Heterakis vesicularis Fröhlich. (Fig 28)
aus dem Huhn und dem Fasan, durch Schneider und Stossich gut beschrieben. Die Seitenfelder (Fig. 28) ragen nach innen stark über die Muskulatur hervor und verbreitern sich erheblich nach innen; sie zeigen im Gewebe grosse Kerne mit grossen granulirten Kernkörperchen und in der Mitte ein sehr dickwandiges Gefäss (Fig. 28, *g*), das 0,0078 mm breit ist. Die äussere Lage der Cuticula ist in den Seitenlinien zu einer im Querschnitt kegelförmigen Leiste erhoben; der Excretionsporus liegt beim Männchen an der Grenze zwischen dem 1. und 2. 18tel, beim Weibchen zwischen dem 1. und 2. 21tel des Körpers.

Trichocephalus unguiculatus Rud. (Fig. 29)
aus Lepus timidus. In den Seitenlinien ist die Muskulatur nicht durch Seitenfelder oder Seitenwülste unterbrochen; an der Bauchseite ist sie mächtig verdickt im vorderen, dünnen Körpertheil; die innere Lage dieser mächtigen Muskelmasse ist stärker färbbar als die äussere (Fig. 29); eine scharfe Grenze aber zwischen beiden Lagen besteht nicht; in dem hinteren, dicken Körpertheil fehlt die Verstärkung der Muskulatur an der Bauchseite, die Muskeln bilden hier einen ununterbrochenen, gleichmässigen Ring, der nur etwa die Mächtigkeit der Haut hat. Schneider (Monogr. d. Nemat. Pag. 200, Tab. XV, Fig. 4—7) nennt die Muskelmasse an der Bauchseite eine Hautverdickung, und sieht an ihrer Innenseite noch eine Muskelschicht. Auch Eberth (Unters. über Nematoden, Leipzig 1803, Tab. VII, Fig. 21) glaubt an der Innenseite der mächtigen Muskelmasse an der Bauchseite noch eine Muskelschicht zu erkennen, die Muskellage sieht er in den Seitenlinien durch einen doppelten Seitenstrang (Fig. 21, *l*) unterbrochen und den engen Chitinkanal des Oesophagus meint er ausserhalb des Zellstranges an dessen Ventralseite zu sehen, den ich mitten in demselben sehe (Fig. 29).

Trichosoma contortum Crepl. (Fig. 30)
lebt unter dem Epithel des Oesophagus von Corvus cornix. An Querschnitten durch den vorderen, dünnen Körpertheil, welcher den Oesophagus enthält, erkennt man diesen mit seinem Zellkörper (Fig. 30, *z*), in welchem absatzweise Kerne mit kleinen

Nebenkernen auftreten; die Muskulatur ist in der Gegend des breiten Bauchbandes gewaltig, in der des schmaleren Rückenbandes weniger stark verdickt; in dem Gewebe zwischen Muskeln und Oesophagus liegen grosse, granulirte Kerne. Die starke Muskelmasse an der Bauchseite wirkt wohl wie ein elastisches Band und erzeugt die Einrollung des Körpers in Lockenform; in den Seitenlinien stehen keine Seitenfelder und im Hinterkörper, wo der Darm liegt, bildet die Muskulatur einen gleichmässigen Ring, wie bei Trichocephalus. Eberth (Unters. über Nemat. Pag. 47, Tab. VII, Fig. 18) sieht die Muskeln in den Seitenlinien und in der Gegend des Rücken- und Bauchbandes unterbrochen, die Verdickungen hat er nicht gesehen; den Chitinkanal des Oesophagus verlegt er auch hier (Pag. 50) nach aussen vom Zellkörper an die Ventralseite; ich sehe ihn auch hier mitten in demselben (Fig. 30, *k*).

Systematik der Nematoden und Nemathelminthen.

Schneider theilt in seiner Monographie der Nematoden dieselben ein in:

a. Polymyarii, bei denen die Muskeln des Körpers aus vielen neben und hinter einander liegenden Zellen gebildet werden,

b. Meromyarii, bei denen die Muskeln des Körpers aus 8 Längsreihen hinter einander liegender Zellen bestehen, und

c. Holomyarii, deren Körpermuskeln nicht oder nur in der Längsrichtung getheilt sind.

Diese Eintheilung wurde vielfach angegriffen, und namentlich Bütschli (Giebt es Holomyarier? Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. XXIII, 1873, Pag. 402—408, Tab. XXII) wies nach, dass Gordius aquaticus, Mermis nigrescens, Trichocephalus dispar, Trichina spiralis, Pseudalius inflexus, Anguillula, von Schneider zu den Holomyarii gerechnet, alle Polymyarii sind.

Dadurch ist diese Eintheilung unhaltbar geworden, und scheint es nöthig nach einer neuen zu suchen.

Man könnte die Cirren zu Grunde legen, je nachdem 2 gleiche vorhanden sind, oder 2 ungleiche, oder nur 1 oder gar

keiner; aber diese Eintheilung wäre unnatürlich und würde sehr nahe verwandte Genera trennen, wie Trichosoma mit 1 Cirrus und Trichodes crassicauda aus der Harnblase der Ratte ohne Cirrus, die doch eng zusammen gehören.

Eine bessere und natürlichere Eintheilung ist die nach der Bildung oder dem Fehlen der Seitenfelder.

Danach lassen sich die Nemathelminthen in 3 Familien eintheilen, bei jedem Genus soll eine Art namhaft gemacht und eine Abbildung citirt werden, welche im Querschnitt die Körperwand zeigt.

I. Secernentes.

In der Seitenlinie steht ein Seitenwulst mit schmaler Basis, der sich nach innen verbreitert und über die Muskeln hervorragt; in einem oder in beiden Wülsten verläuft ein Längsgefäss, das vorne in der Ventrallinie im Porus excretorius mündet. Die Arten leben meistens im Verdauungstract in der Geschlechtsreife, oder frei. Die Wülste haben Nierenfunction.

Ascaris osculata Rud. (v. Linstow, dieses Archiv XXXIV, 1895, tab. XXXI, Fig. 12).

Physaloptera praeputialis v. Linstow (Archiv für Naturgesch. 1891, tab. XI, Fig. 28).

Cheiracanthus hispidus Fedtsch. (v. Linstow, Archiv für Naturg. 1893, tab. VII, Fig. 12—13).

Lecanocephalus annulatus Mol. (Hamann, Nemathelminthen II, Jena 1895, tab. IX, Fig. 3—5).

Heterakis vesicularis Frölich (Diese Arbeit Fig. 28).

Cucullanus Dumerilii Perrier (Diese Arbeit Fig. 24).

Sclerostomum hypostomum Dies. (Leuckart, menschl. Paras. II, 1876, pag. 20, Fig. 8).

Peritrachelius insignis Dies. (v. Drasche, Verhandl. d. zoolog.-botan. Gesellsch. Wien XXXI. 1881, tab. XII, Fig. 4—10).

Ancryacanthus pinnatifidus Dies. (v. Drasche, ibid. XXXIII, 1883, tab. IV, Fig. 6—7).

Dacnitis globosa Duj. (v. Linstow, Archiv für Naturgesch. 1890, tab. X, Fig. XIV).

Spiroptera pigmentata v. Linstow (Diese Arbeit Fig. 3).

Spiroptenina inflata v. Linstow (Archiv für Naturgesch. 1890, tab. X, Fig. VII).

Leptosomatum antarcticum v. Linstow (Jahrb. d. Hamburg. wiss. Anst. X, 1892, tab. I, Fig. 7—8).

Oxyuris vermicularis Brems. (Leuckart, menschl. Paras. II, 1876, pag. 297, Fig. 180).

Oxysoma brevicaudatum Zed. (v. Linstow, Archiv für Naturgesch. 1886, tab. VII, Fig. 17).

Nematoxys longicauda v. Linstow (Zeitschr. f. wissensch. Zool. XLII, 1885, tab. XXVIII, Fig. 15).

Strongylus micrurus Mehlis (Ströse, Ueber den feineren Bau von Strong. micr. Leipzig, 1891, tab. I, Fig. 7).

Ankylostomum duodenale Dub. (Leuckart, menschl. Paras. II, 1876, pag. 413, Fig. 237).

Auf Leuckart's Autorität hin setze ich auch das mit Trichocephalus und Trichosoma so nah verwandte Genus Trichina hierher, das ich nicht untersuchen konnte:

Trichina spiralis Owen (Leuckart, Unters. über Trichina spiralis, Leipzig und Heidelberg 1866, pag. 76—77, tab. I, Fig. 15—16).

II. Resorbentes.

In den Seitenlinien stehen breite Felder, die mitunter $^1/_6$ des ganzen Körperumfanges einnehmen; dieselben haben etwa die Dicke der Muskulatur und führen kein Gefäss; ein Porus fehlt; die Felder scheinen eine aufsaugende Function zu haben. Die Arten leben in Geschlechtsreife nicht im Verdauungstract ihrer Wohnthiere.

Filaria tricuspis Fedtsch. (v. Linstow, Archiv für Naturgesch. 1883. tab. VII, Fig. 16; 1891, tab. XI, Fig. 7).

Filaroides mustelarum van Ben. (v. Linstow, Archiv für Naturgesch. 1874, tab. IV, Fig. 11).

Dispharagus nasutus Rud (Piana, Atti soc. Ital. sc. natur. XXXVI, 1897, pag. 248, Fig. 7)

Dracunculus medinensis Lin. (Leuckart, menschl. Paras. II, 1876, pag. 651, Fig. 315).

Eustrongylus gigas Dies. (Leuckart, ibid. pag. 362, Fig. 208).

Ichthyonema sanguineum Rud. (v. Linstow, Archiv für Naturg. 1874, tab. IV, Fig. 1).

Pseudalius alatus Leuck. (v. Linstow, Archiv für Naturgesch. 1891, tab. XI, Fig. 26).

Angiostomum nigrovenosum Rud. (v. Linstow, Archiv für Naturgesch. 1890, tab. X, Fig. 20).

III. Pleuromyarii.

In den Seitenlinien stehen weder Seitenwülste noch Seitenfelder, sondern Muskeln; Oesophagus-Lumen oft eine enge Chitinröhre, bei einigen Gattungen fehlt der Darm völlig.

Trichocephalus unguiculatus Rud. (Diese Arbeit Fig. 29).

Trichosoma contortum Crepl. (Diese Arbeit Fig. 30).

Gordius tolosanus Duj. (v. Linstow, Dieses Archiv, Bd. XXXIV, 1889, tab. XV, Fig. 16).

Nectonema agile Verr. (Bürger, Zoolog. Jahrb. IV, Jena 1891,

tab. XXXVIII, Fig. 5; Ward, Bullet. mus. compar. zool. Harward college XXIII, Cambridge 1892, tab. I, Fig. 11).

Mermis crassa v. Linstow (Dieses Archiv Bd. XXXX, 1894, tab. XXIX, Fig. 9.

Echinorhynchus haeruca Rud. (Hamann, Nematheminthen I, Jena 1891, tab. VI. Fig. 5.)

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVIII.

Fig. 1—5. Spiroptera pigmentata. 1. Mund von der Scheitelgegend; 2. Kopfende; 3. Querschnitt durch die Körperwand in der Seitenlinie, g = Gefäss; 4. männliches Schwanzende von der Bauchseite; 5. Ei.

Fig. 6—7. Filaria australis. 6. Schwanzende des Männchens von der Seite; 7. Embryo.

Fig. 8—11. Strongylus Brauni. 8. Kopfende; 9. männliches Schwanzende von der Seite; 10. Dass. von der Bauchfläche; 11. Spiculum; st = Stützapparat.

Fig. 12—18. Filaria horrida. 12. Kopfende; 13. Querschnitt durch den Oesophagus; 14. Kopfende von der Scheitelfläche; $\ddot{o}$ = Mündung einer Drüse; 15. männliches Schwanzende von der Bauchfläche; 16. Querschnitt durch die Vagina; 17. durch ein Ovarium; 18 Ei.

Fig. 19—26. Cucullbanus Dumerilii. 19. Kopfende von der Seite; 20—21. Querschnitte durch den Mundbecher; 23. Stütze desselben; 22, 24—25. Querschnitt durch die Oesophagusgegend; 26. männliches Schwanzende von der Seite.

Fig. 27. Angiostomum rubrovenosum, freilebendes Männchen.

Fig. 28. Querschnitt durch die Seite von Heterakis vesicularis, g = Gefäss.

Fig. 29. Querschnitt durch Trichocephalus unguiculatus, Oesophagusgegend, k = Oesophagus-Kanal.

Fig. 30. Querschnitt durch Trisomoma contortum, Oesophagusgegend. k = Oesophagus-Kanal; z = Zellkörper.

Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Nemertinen.

Von

Dr. **Jacob Lebedinsky.**

Nachtrag.

Die angeführten Daten über die direkte Entwicklung von Tetrastemma und Drepanophorus fassen die entwicklungsgeschichtlichen Erscheinungen vom Ei bis an die fertige junge Nemertine in sich. Die einen von den erlangten Resultaten sind für die Nemertinen zum ersten Male beobachtet, die anderen stimmen mit den diesbezüglichen Beobachtungen der früheren Untersucher nicht überein. Meine Absicht ist nun, einen Rückblick zu machen und eine Vergleichung anzustellen, und dann zum Schlusse einige Worte über die systematische Stellung der Nemertinen einzufügen.

Die Eihüllen. Das abgelegte Nemertinenei ist — nach den Autoren — von zwei Hüllen bekleidet und sind diese oberflächlich ganz glatt. Die Eihüllen bei Tetr. und Drep. sind auch glatt: weder bei Tetrastemma vermiculus, noch bei Drepanophorus sp., noch bei einer von den anderen Nemertinen, die ich eventuell geprüft habe[1]), habe ich „die fransenförmigen Anhänge" beobachtet, welche Hoffmann bei dem Ei von Tetrastemma varicolor = Oerstedia dorsalis (Zool. Dan.) beschrieben und abgebildet hat (7, p. 207, Taf. XIII, Fig. 1). Das Ei dieser Nemertine besitzt zwei — nicht eine wie Hoffmann glaubt — Eihüllen, welche beide glatt sind und sogar bei starker Vergrösserung keine Anhänge zeigen: den Irrthum von Hoffmann kann ich nicht erklären. Die in der Regel glatten Eihüllen besitzen keine Einrichtungen für den Eintritt des Samenkörpers ins Ei und dieser muss die Hüllen durchbohren, um ins Ei einzudringen.

1) Carinella annulata (Mont.), C. superba (Köl.), Cephalotrix bioculata (Oerst.); Tetrastemma diadema (Hubr.), T. melanocephalum (Johnst.), Oerstedia dorsalis (Zool. Dan.), Amphiporus lactifloreus (Johnst.), A. pulcher (Johnst.), Eunemertes gracilis (Johnst.), Micrura fasciolata (Ehr.), Eupolia delineata (D-Chiaje), E. curta (Hubr.).

Nur bei einer Nemertine habe ich ein Micropyle beobachtet, das als ein kurzes Röhrchen auf der äusseren Hülle vorragt (Taf. III, Fig. 105).

Eireifung. Ueber die Reifung des Eies bei Nemertinen wissen wir nur einen gemeinsamen Satz: „Die Reifung des Eies vollzieht sich unter der Auflösung des Keimbläschens und Ausstossung von zwei Richtungskörperchen (10, p. 453). Die Beobachtungen von Hoffmann (7, p. 214), zu Folge denen „der Kern im befruchteten Ei vollständig schwindet und zwei Richtungsbläschen höchst wahrscheinlich die Residuen des verschwundenen Kernes sind", harmoniren keineswegs mit den modernen Anschauungen über den Reifungsprocess des thierischen Eies.

Bei Monopora constatirt Salensky (9, p. 529) zwei Richtungskörperchen und gesteht, dass er weder eine Erkundigung über die Art der Bildung noch über die Auftretungszeit derselben geben kann.

Also wissen wir über die inneren Vorgänge der Eireifung bei den Nemertinen so viel wie nichts. Die diesbezüglichen Beobachtungen bei Tetrastemma vermiculus können, scheint mir, diese Lücke wenigstens theilweise auszufüllen: Im reifenden Ei dieser Nemertine rückt das umfangreiche Keimbläschen zum animalen Eipole und verwandelt sich hier in die erste Richtungsspindel, welche zur Eioberfläche senkrecht steht und im Vergleich mit dem früheren Keimbläschen ganz winzig ist. Dieselbe enthält bei T. v. in der Aequatorialplatte vier doppelte Chromosomen und diese Chromosomenzahl ist constant. Also verlaufen die ersten Phasen der Eireifung bei den Nemertinen in der Weise, wie dieselben bei verschiedenen Thieren durch Boveri (11) und neuerlich bei Amphioxus durch van der Stricht (12) am klarsten beobachtet wurden, und Tetr. vermiculus vergrössert der Chromosomenzahl nach die Tabelle von Thierspecies, für welche Boveri eine bestimmte Zahl der Chromosomen constatirt hat. Das reifende Ei von T. v. theilt zwei Richtungskörperchen ab, wie es für die Nemertinen allgemein ist. Bei der Abtheilung der ersten Richtungskörperchen halbirt sich die Chromatinsubstanz und so bekommt das erste Richtungskörperchen vier einfache Chromosomen, die anderen vier bleiben in der Eizelle. Die zweite Richtungsspindel habe ich nicht beobachtet und konnte nur das

schon fertige zweite Richtungskörperchen untersuchen, das immer zwei Chromosomen enthielt. Daraus ist klar, dass das zweite Richtungskörperchen durch die Haltung der vier Chromosomen gebildet ist, indem zwei von ihnen in das Richtungskörperchen übergehen und zwei andere in dem weiblichen Pronucleus bleiben müssen: der letzte besitzt wirklich deren zwei.

Eines der zwei Richtungskörperchen bei T. v. sowie Drep. halbirt sich noch einmal und diese Halbirung erscheint als eine gewöhnliche. Dieselbe hat schon Barrois bei Amphiporus beobachtet, indem er drei Richtungskörperchen abbildet, jedoch ihre Entstehung gemäss den Ansichten seiner Zeit falsch interpretirt (8, p. 222: Erklärung zur Fig. 58, Taf. V). Welches von den zwei Richtungskörperchen sich halbirt — das erste oder das zweite — konnte ich direkt nicht beobachten. Aber aus der Thatsache, dass jedes von den drei Richtungskörperchen bei T. v. nur zwei Chromosomen besitzt, kann man ohne Weiteres schliessen, dass es das erste ist, dass sich noch einmal halbiren kann. Dieser Schluss stimmt auch mit der Hertwig'schen Theorie (13) überein, nach welcher von zwei Richtungskörperchen nur das erste allein sich halbiren kann und sogar muss, da das erste Richtungskörperchen morphologisch der halbreifen Eizelle (resp. dem reifen Ei + das zweite Richtungskörperchen) gleichwerthig ist. Diese Theorie erklärt, meines Wissens, die Natur der Richtungskörperchen ebenso überzeugend wie einfach, und die Fälle, wo sich das zweite Richtungskörperchen halbirt (14) erschüttern dieselbe, meiner Meinung nach, gar nicht, da ein solches Betragen des zweiten Richtungskörperchens seine Erklärung in den Ursachen finden muss, die wir mit dem Begriffe „Facultatives" umfassen.

Befruchtung. Ueber die Eibefruchtung bei den Nemertinen wissen wir gar nichts: man hat nur beobachtet, dass die Befruchtung sowohl ausserhalb als innerhalb des Körpers stattfindet; das Innere dieses Vorganges ist völlig unbekannt. Diese Lücke auszufüllen bin ich keineswegs im Stande und kann nur wenig beibringen. Bei T. v. kann die Befruchtung schon vor der Abtheilung des ersten Richtungskörperchen stattfinden, indem der Samenkörper in das Ei auf dem Pole hineindringt, welcher der ersten Richtungsspindel gegenüber liegt. Also beobachten wir bei den Nemertinen dasselbe, was von Boveri bei meh-

reren Thieren und von van der Stricht bei Amphioxus beobachtet wurde.

Eifurchung. „Die Eifurchung bei Nemertinen“ — schreibt Bürger in seiner Monographie — „ist in der Regel eine totale und auch äquale[1]) (10, p. 455). Dieser allgemeine Schluss ist aber auf den alten Beobachtungen von Barrois begründet, der eine totaläquale Eifurchung bei Lineus, Amphiporus und Oerstedia dorsalis beobachtet hat und auf denjenigen von Hoffmann, welcher eine ebensolche Segmentation bei Oerstedia dorsalis (Tetrastemma varicolor) und Malacobdella beschrieben hat. „Eine totale und völlig äquale Furchung“ — schreibt Bürger weiter — „hat man bei Lineus lacteus (Metschnikoff), bei Prosorochmus und Eunemertes (Bürger selber) beobachtet.“ Was die Eisegmentation bei Lineus, Malacobdella und Prosorochmus betrifft, so kann ich nichts Positives einwenden, da ich diese Nemertinen nicht beobachtet habe. Bei Amphiporus aber (gegen Barrois), Oerstedia dorsalis (gegen Barrois und Hoffmann) und Eunemertes (gegen Bürger) habe ich am lebendigen Ei eine totale aber inäquale Furchung beobachtet und auf den Schnitten dieselbe auch constatirt. Ausserdem verläuft die Eisegmentation als eine inäquale bei allen von mir eventuell untersuchten Nemertinen und in der Weise, wie ich dieselbe bei T. v. und Drep. näher beschrieben habe; dieselbe ist überall eine totale inäquale, da die dritte resp. äquatoriale Furche des von vier ersten Blastomeren in zwei ungleiche Furchungszellen theilt. Eine solche totale inäquale Eisegmentation hat schon Salensky (9) bei Monopora beschrieben. Aus den angeführten Thatsachen kann man den Schluss ziehen, dass die Eisegmentation bei Nemertinen in der Regel eine totale inäquale ist und die Behauptung von Bürger in diesem Sinne corrigirt werden muss. Die Ursache der Abweichung liegt darin, dass Bürger den Terminus „äqual“ und „inäqual“ nicht buchstäblich genau anwendet[2]).

Blastula. Aus der Eisegmentation resultirt — den frü-

---

1) Gesperrte Schrift in der Monographie.

2) Die Blastula bei Lineus lacteus ist bipolar, dasselbe bei Prosorochmus (10, Taf. XXX, Fig. 8 u. 42); also ist die Segmentation eine inäquale.

heren Beobachtern nach — eine Morula oder eine Blastula, und die Keimblätter bilden sich dementsprechend entweder durch die Delaminations- oder die Invaginationsgastrula. Eine Morula und im Zusammenhange mit derselben eine Delaminationsgastrula hat Barrois bei Amphiporus lactifloreus und Polia und Hoffmann bei Oerstedia und Malacobdella beschrieben. Die Angaben beider Autoren sind ganz falsch: bei Amphiporus sowie bei Oerstedia existirt keine Morula! Bei diesen sowie bei allen von mir untersuchten Nemertinen resultirt aus der totalinäqualen Segmentation eine bipolare Blastula mit einer gut ausgesprochenen Segmentationshöhle, die im Stadium von 8 Blastomeren schon existirt.

Eine solche bipolare Blastula ist auch bei Monopora beschrieben. Das Falsche in den Beobachtungen von Barrois sowie von Hoffmann liegt darin, dass beide Autoren die spätesten Studien als die frühesten qualificiren: Barrois beobachtete die Embryonen 3 Tage und Hoffmann 4 und 6 Tage alt. Die Stadien, welche beide Autoren als die frühesten und zur Keimblätterbildung bezüglichen halten, sind in Wirklichkeit die spätesten, in welchen das Entoderm seine provisorische Mehrschichtigkeit verliert und die Darmwand wiederum einschichtig wird. Dieser Moment in der Evolution des Entoderms, der sich bei Tetr. und Drep. im dritten oder vierten Tage abspielt, haben beide Forscher falsch als Stadium der Keimblätterbildung angenommen. Diese letzteren beiden Nemertinen verlaufen sehr schnell: das Ei 24 Stunden nach der Ablage ist in der Regel schon zu einem Embryo entwickelt, der alle drei Keimblätter und die Anlagen mehrerer Organe besitzt. Das Irrthümliche dieser Angaben von Barrois und Hoffmann ist so augenscheinlich, dass Salensky in seiner Arbeit dieselben völlig ignorirt. Wenn ich denselben einige Worte zutheile, ist es aus dem Grunde, dass diese ganz unhaltbaren Angaben noch jetzt in den Lehrbüchern der Embryologie citirt, anstatt bei Seite gelassen zu werden und nur in den Monographien wegen des historischen Interesses Erwähnung zu finden.

Wie schon erwähnt ist, resultirt aus der Eisegmentation eine bipolare Blastula; eine solche ist bei Lineus (Metschnikoff, Hubrecht) und bei Monopora (Salensky) beschrieben: ihre obere Hälfte stellt das Ecto- und die untere das Entoderm dar.

Schon in der Blastula bildet sich das Mesoderm, indem einige Mesenchymzellen nach Metschnikoff aus den Entodermzellen abstammen, bei Monopora aus mehreren Stellen der Blastula emigriren. Nach Hubrecht bildet sich das Mesenchym aus den Zellen, die sich in der Gastrula sowohl vom Ecto- als auch vom Entoderm abschnüren.

Diese Angaben über die Bildung des Mesenchyms bei den Nemertinen, welche schon miteinander etwas differiren, kann ich keineswegs bestätigen: bei Tetr. vermiculus und Dr. sowie bei einer anderen von mir eventuell untersuchten Nemertine emigriren keine Mesenchymzellen, weder im Blastulastadium noch in einem späteren, und es existirt kein Mesenchym. Die Zellen der Blastula können sich verlängern, indem sie kolbenförmig werden und in die Segmentationshöhle stark hineinragen. Solche Zellen erweisen sich im optischen Schnitte, als wenn sie in der Migration begriffen seien, oder schon emigrirt sind. Die wirklichen Schnitte zeigen aber, dass diese flaschenförmigen Zellen in der Wand der Blastula sich befinden und mit ihren äusseren verjüngten Enden zwischen den Blastulazellen eingeklemmt sind. Daraus ist verständlich, dass der Irrthum von Metschnikoff sowie Salensky darin liegt, dass beide Autoren nur auf den optischen und nicht auf wirklichen Schnitten die Blastula beobachtet haben (9, Fig. 21).

Die früheren Beobachter beschreiben die Blastula bei den Nemertinen als eine radiale, ohne eine Erwähnung bezüglich ihrer bilateralen Symmetrie zu machen. Bei Tetr. und Drep. sowie bei anderen von mir beobachteten Nemertinen ist die Blastula erst in früheren Stadien radiär, später wird sie bitateralsymmetrisch und die Bisymmetrie prägt sich in den Bau der Kopfdrüsenanlage, des Entodermfeldes und besonders in der Anordnung der Mutterzellen des Mesoderms aus. Die bilaterolsymmetrische Blastula der Nemertinen zeigt alle drei Keimblätter oberflächlich angelegt, die sich durch die Gastrulation weiter differenziren. Die Invaginationsgastrula scheint — abgesehen von den falschen Beobachtungen über die Delaminationsgastrula — bei den Nemertinen allgemein zu sein und ist bei mehreren Nemertinen beobachtet, indem man eine vollkommene und eine partielle Gastrulation beschreibt. Die Gastrula ist gewöhnlich eine radiale: eine solche ist bei Lineus lacteus (Metschnikoff)

und L. generensis (Hubrecht) und bei Prosorochmus (Bürger)[1]) beobachtet, und nur bei Monopora beschreibt und bildet Salensky ab eine bilateralsymmetrische Gastrula, bei welcher der Blastoporus nahe dem Hinterende liegt. Bei T. v. und Dr. sowie bei T. diadema, melanocephalum, Oerstedia, Nemertes ist die Gastrulation partiell, da stülpt sich nur das Entodermfeld ein, das nahe dem Hinterende der Blastula liegt. Die bilaterale Symmetrie der Gastrula documentirt sich nicht nur in der Lagerung des Blastoporus, wie bei Monopora, sondern in ihrer ganzen Einrichtung, die schon in der Blastula deutlich bilateralsymmetrisch war. Nach der Vollendung der Gastrulation sind alle drei Keimblätter gebildet und jedes entwickelt sich in die entsprechenden Organe.

Das Entoderm resp. der Darmtractus. Wie schon erwähnt bildet sich durch die Invagination und so bekommt sich eine Einstülpung, deren weitere Entwicklung zum definitiven Darm nicht überall gleich verläuft. Bei dem Pilidium schliesst sich der Blastoporus nicht, sondern stülpt sich secundär ein und so bildet sich ein ectodermaler Oesophagus, der sich nach aussen mit dem neuen Munde und nach innen in die Gastraleinstülpung mit dem Blastoporus öffnet. Diese letzte verlängert sich nach hinten, stösst an das Ectoderm und bricht mit dem After nach aussen durch: das Rectum als eine deutliche Ectodermeinstülpung bildet sich nicht.

Bei der Desor'schen Larve zerschnürt sich die Gastraleinstülpung in zwei ungleiche Abschnitte: der innere grössere bildet den Mitteldarm, der vordere [1]), der sich nach aussen durch den Blastoporus öffnet, giebt eine ventrale Aussackung ab, die gegen die Höhle des Mitteldarmschnittes secundär durchbricht und zum Oesophagus wird. Das Rectum bildet sich durch eine Ectodermeinstülpung.

Bei Cephalotrix galathea schliesst sich der Blastoporus und der abgeschnürte Blindentodermsack communicirt secundär mit dem Oesophagus, der sich durch Einstülpung des Ectoderms bildet, die dem Orte des geschlossenen Blastoporus nahe liegt.

---

1) Dieser ist ectodermal, da die innere Oeffnung in die Gastralhöhle den Blastoporus darstellt, wie bei Pilidium.

Bei Monopora schliesst sich nach Salensky der Blastoporus (p. 533 und 562) gleich nach der Vollendung der Invagination und die abgeschnürte Pastraleinstülpung stellt nun einen geschlossenen Blindsack, dessen Höhle von Fortsätzen der Entodermzellen durchsetzt ist. Einige von diesen dringen in die Verdauungshöhle hinein und füllen dieselbe völlig aus (p. 535). Diese Emigration der Entodermzellen ist nur vorläufig, später rücken dieselben zurück und ordnen sich in der einreihigen Darmwand epithelartig. Der Entodermsack communicirt mit dem Oesophagus, der sich als eine solide Ectodermeinstülpung vor dem spurlos geschwundenen Blastoporus bildet (p. 536). Der Oesophagus trifft nicht das vorderste Ende des Entodermsackes, sondern stösst weiter hinten an denselben und dadurch erzeugt sich ein nach vorne hinaus und ventral sich erstreckender Blinddarm. Der Oesophagus schnürt sich später vom Ectoderm ab und mündet secundär in das Atrium des Rüssels resp. Rhynchodäum. Die Bildung des Rectums, das beim erwachsenen Thiere existirt, hat Salensky nicht beobachtet und sagt, dass die ältesten Embryonen, die er untersucht hat, noch afterlos waren.

Bürger behandelt in seiner Monographie die Bildung des Darmtractus bei Prosorochmus (seine eigenen Beobachtungen) und bei Monopora (Beobachtungen von Salensky) in einer gemeinsamen Beschreibung wie folgt: „der vom Ectoderm abgeschnürte Entodermsack repräsentirt die Anlage von Mittel- und Blinddarm. Er gewinnt bald einen neuen Ausgang, indem eine Einstülpung [1]) von jener Einstülpung ganz vorne abgeht, welche das Rhynchodäum und den Rüssel liefert. Dieselbe ist also ectodermaler Natur. Sie verlängert sich bis zum Entodermsack, verschmilzt mit diesem und öffnet sich in ihn. Indem sie aber den Entodermsack nicht an seinem vordersten Ende trifft, sondern weiter hinten, kommt ein kleinerer Abschnitt desselben vor die Mündung der Einstülpung in den Entodermsack, ein grösserer hinter dieselbe zu liegen. Jener wird zum Blinddarm, dieser zum Mitteldarm“ (p. 10, 481). Vergleicht man diese Beschreibung mit derjenigen von Salensky über Monopora, so kann man eine wesentliche Abweichung bemerken: Bürger macht keine Erwähnung über den primären Oesophagus, der sich bei

1) Besser Ausstülpung.

Monopora unabhängig von der Ectodermeinstülpung bildet, welche das Rhynchodäum und den Rüssel liefert. Wie kann man diese Stelle in der Monographie von Bürger verstehen: betrifft sie Prosorochmus allein, dann lernen wir eine neue Entwicklungsweise des Darmtractus erkennen, die von derjenigen bei Monopora abweicht, betrifft sie Monopora, dann müssen wir anerkennen, dass Bürger die Arbeit von Salensky mit einer wesentlichen Lücke referirt [1]).

Bei Tetr. v. und Dr. weicht die Entwicklung des Darmtractus von derjenigen bei Monopora in folgenden wesentlichen Punkten ab: Der Blastoporus bleibt bei beiden sehr lang geöffnet und communicirt mit dem Entodermsacke durch einen röhrenförmigen Abschnitt des letzten. Eine sehr späte Schliessung des Blastoporus hat schon Barrois bei Amphiporus beobachtet (8, Taf. V, Fig. 73; p. 223 Erklärung der Figur). Es ist nur in der spätesten postembryonalen Periode, dass der Bastoporus sich schliesst, und der abgeschnürte röhrenförmige Entodermalschnitt stellt nun einen definitiven Blinddarm dar. Also ist die Bildung der letzten keine mechanische, wie sie Salensky und Bürger darstellen, sondern eine morphologische. Aber es scheint mir, dass der Blinddarm sich bei Monopora in derselben Weise bildet, wie bei Tetr. und Dr. Dafür sprechen klar einige der Abbildungen von Salensky: die Fig. 32, Taf. XXXI stellt einen Embryo dar, der eine Einstülpung (rechts) besitzt. Salensky lässt diese Einstülpung unbeachtet und bespricht dieselbe mit keinem Worte weder im Texte noch in der Erklärung der Abbildungen. Aber es ist diese Einstülpung in Wirklichkeit ein Blastoporus, der nach vorne rückt. Ferner in Fig. 33 bildet Salensky dieselbe Einstülpung wiederum ab, ohne mitzutheilen, was das Abgebildete ist? In Wirklichkeit ist es da wiederum ein Blastoporus, der noch weiter nach vorne gerückt und von grossen Zellen begrenzt ist, die pfropfenartig vorragen, wie es bei Tetr. und Dr. abgebildet ist. Zuletzt zeigt die Fig. 38, die einen Längsschnitt darstellt, einen schon abgeschnürten und sich nach vorne richtenden Blinddarm. Der Irrthum von Salensky ist für mich ganz verständlich: der Blasto-

1) Im Referate der Arbeit über Monopora sagt Bürger nur: „Auch der Oesophagus erscheint als eine ectodermale Anlage“ (10, p. 51).

porus bei Monopora ist ebenso klein wie bei Tetr.; die denselben begrenzenden wenigen Entodermzellen können unter den Reagentien zusammenfallen und nun ist alles fertig, um den Blastoporus als einen geschlossenen zu halten[1]). Ist das geschehen, dann erscheint der Blastoporus, wie er auf Fig. 32 und 33 von Salensky abgebildet ist, als etwas ganz unverständliches.

Was die Mehrschichtigkeit des Entoderms betrifft, so weichen meine Beobachtungen von derjenigen Salensky's nur darin ab, dass bei Tetr. sowie Drep. keine Emigration der Entodermzellen in die Gastralhöhle stattfindet, sondern die Entodermzellen sich quer theilen, indem sie gute karyokinetische Spindeln zeigen, und die Darmwand dadurch mehrschichtig wird. Weiter bei Monopora wird die Gastralhöhle mit den Entodermzellen ganz ausgefüllt; bei Tetr. und Dr. bleibt die Gastralhöhle immer sichtbar, wenn auch als das kleinste Lumen und wird direct die Darmhöhle der Nemertine. Die Mehrschichtigkeit des Entoderms erklärt Salensky durch die lebhafte Aktivität der Entodermzellen als physiologisch. Meiner Meinung nach scheint dieselbe eine mechanische zu sein: bei Tetr. sowie Drep. verläuft dieselbe parallel und gleichzeitig mit der Differenzirung des Ectoderms. Die typischen Ectodermzellen theilen energisch die kleinen Zellen ab, die zur Bildung der Grundschicht bestimmt sind, und das oberflächliche Wachsthum der ectodermalen Deckschicht ist dadurch gehemmt. Anderseits vermehren sich auch lebhaft die Entoderm- sowie die Mesodermzellen, was sich aus der Mehrzahl der Spindeln documentirt, und drücken auf einander. Dadurch ist eine Möglichkeit gegeben, dass einige der Entodermzellen ihre normale Lage in der Weise ändern (indem sie um 90° gedreht sind), dass sie sich halbirend die Zellen nach innen abgeben. Ist die Differenzirung des Ectoderms zu Ende gebracht, fängt der Embryo oberflächlich an zu wachsen und das gepresste Ento- sowie Mesoderm breitet sich aus und wird einschichtig

1) „Il est remarquer„ sagt Salensky, „que les embryons de Monopora surtout au début du développement, sont extrêmement sensibles à l'action des conservateurs. C'est ce qui fait que le blastocèle et l'archenteron, représentés sur le vivant, par des cavités nettement distenctes, sont à peine reconnainables ou même disparaissent complètement sur des preparations durcies. Tel est le cas pour l'archenteron qui n'est plus visible sur la coupe figurée en 24 (9, p. 532).

wie früher. Der primäre sowie der secundäre Oesophagus bildet sich wie bei Monopora; bei Drepanophorus wird der primäre Oesophagus zum definitiven gerade. Was das Rectum betrifft, legt sich dasselbe bei Tetr. sowie Drep. sehr früh, gleichzeitig mit der Rüsselanlage, und die junge Gastrula hat schon eine gut ausgesprochene Rectumanlage. Eine so frühe Anlage des Rectums halte ich für eine allgemeine und für Monopora auch. Es ist unwahrscheinlich, dass ein Monopora-Embryo, bei welchem der Oesophagus mit dem Atrium und mit dem Darm schon communicirt und dieser letzte die Darmtaschen schon hat — keinen After besitze! Der „Embryo" von Monopora, den S a l e n s k y in Fig. 42 abbildet und ihm das Rectum absagt, ist wenigstens 10 Tage alt: derselbe stellt eine ganz fertige Nemertine dar.

Die Vergleichung der angeführten zur Entwicklung des Darmtractus bezüglichen Daten wollen wir kurz zusammenfassen:

I. Bei den Nemertinen fällt ins Auge eine consequente phyletische Evolution des Vorderdarmes, die der Phylogenie der Nemertinengruppen entspricht.

Bei Pilidium schliesst sich der Blastoporus nicht: der primäre Oesophagus wird zum definitiven Vorderdarm.

Bei D e s o r'scher Larve schliesst sich der Blastoporus und das primäre Oesophagus communicirt mit dem Entodermsack secundär.

Bei Cephalotrix schliesst sich der Blastoporus und der primäre Oesophagus bildet sich vor dem Blastoporusorte und ist emancipirt.

Bei Drepanophorus bildet sich der primäre Oesophagus weit vor dem Blastoporus, ohne jede Beziehung zu diesem, und bleibt als der Vorderdarm.

Bei Monopora und Tetrastemma ist der primäre Oesophagus atrophirt und durch den secundären ersetzt. Der Rüssel tritt in die Beziehungen zum Darmtractus hinein.

Bei Prosorochmus zuletzt communicirt der Darmtractus mit dem secundären Oesophagus und der primäre bildet sich gar nicht.

Die Beziehungen bei Pilidium sind primitiv und diejenigen bei Prosorochmus verkürzt.

II. Die Mehrschichtigkeit des Entoderms ist nur den höheren Nemertinen eigenthümlich.

III. Der Blinddarm bildet sich im Zusammenhang mit der Schliessung des Blastoporus.

IV. Der Darmtractus besteht aus drei — nicht zwei, wie Bürger meint — Abschnitten: der Vorder-, Mitteldarm und das Rectum.

Der Rüssel. Ich lasse die Beobachtungen von Barrois über die Bildung des Rüssels bei Amphiporus bei Seite, da sie ganz falsch sind [1]).

Bei Monopora bildet sich der Rüssel als eine solide Einstülpung des Ectoderms, die das unterliegende Mesoderm vor sich einstülpt und sich mit diesem bekleidet. Später verliert der Rüssel die Verbindung mit dem Ectoderm und die Anlage des Organs lagert sich unter die Kopfdrüse als eine dreieckige compacte Ectodermmasse. Sein mesodermaler Theil ist nun unabhängig und verwandelt sich in eine Blase, deren Höhle die künftige Höhle der Rüsselscheide darstellt. Die innere Wand der Blase liegt dem epithelialen Theile des Rüssels an und bildet seine Muskelschicht, die äussere steht weit ab und bildet die Wand der Rüsselscheide. Diese letzte verlängert sich bald sehr stark und dehnt sich durch die ganze Körperlänge aus, indem der kleine Rüssel in dem vorderen Ende der Scheide frei hängt. Im compacten Rüssel tritt eine Höhle auf und so bildet sich das Atrium des Rüssels. Die ventrale Seite des Atriums bildet einen Diverticulum, der mit dem Oesophagus verschmilzt. Auf welche Weise sich die secundäre Oeffnung des Atriums nach aussen bildet — hat Salensky nicht beobachtet.

Die Entwicklung des Rüssels bei Tetr. und Drep. weicht von derjenigen bei Monopora wesentlich ab. Bei diesen beiden legt sich der Rüssel als eine einreihige Ectodermplatte an, deren centralliegende Zellen sich einsenken und so bildet sich eine Rüsseleinstülpung: also erscheint die Rüsselanlage nicht einmal als eine compacte Masse [2]). Das Mesoderm des Rüssels, das sich aus zwei Mutterzellen entwickelt, beträgt sich ganz anders:

---

1) Barrois beschreibt die Entstehung des Rüssels durch Zertheilung des Mesoderms „en partie central (tr.) et partie périphérique; la première destinée à former la trompe, et la seconde le rest de la musculature“ (8, p. 224).

2) Bei Monopora stellt der Rüssel im Stadium, wo er sich nach Salensky anlegt, eine Einstülpung des Ectoderms dar, und ich verstehe nicht, warum sie als „une masse cellulaire compacte“ genannt ist (9, Fig. 26, Tr. p. 534).

der dorsale sowie ventrale Mesodermsack wächst etwas langsamer als das Rüsselrohr, und das Hinterende des letzten bleibt anfangs vom Mesoderm nicht bedeckt. Was Salensky beschreibt als verlängerte Rüsselscheide ist in Wirklichkeit das somatische und das splanchnische Blatt des Körpermesoderms (Fig. 40, St.). Später vereinigen sich die Mesodermsäcke hinter dem Rüssel, und so bilden sich das Rüsselmuskelblatt, die Rüsselscheide und das Rhynchocölom. Das letzte ist also der Entstehungsart nach paarig und bildet sich nicht als ein Schizocöl — wie bei Monopora —, sondern als ein Enterocöl. Salensky hat diese Stadien in Entwicklung des Rüsselmesoderms nicht beobachtet, da die von ihm untersuchten Embryonen sehr alt waren: Der Embryo, bei welchem Salensky die erste Anlage des Rüssels bemerkt hat, besitzt schon das Nervensystem und sein Entoderm ist mehrschichtig. Die ectodermale Rüsseleinstülpung schnürt sich bei Tetr. und Dr. vom Ectoderm nicht ab, sondern bleibt mit ihm im Zusammenhang von Anfang an und das Atrium resp. Rhynchodäum bildet sich nicht von neuem, sondern stellt das vordere Ende der Rüsseleinstülpung dar und vergrössert sich später durch die nachträgliche Einstülpung des umgebenden Ectoderms. Den Fehler von Salensky kann ich mir nicht erklären.

Das Nervensystem. Bei Monopora erscheint die erste Anlage des Nervensystems als zwei Ectodermverdickungen, die aus zwei Zellenschichten bestehen und die Ventralganglienanlagen darstellen. Bald lösen sie sich vom Ectoderm los und sind durch eine Ventralcommissur mit einander verbunden, deren Bildung Salensky nicht beobachtete, aber glaubt, dass sie sich aus derselben Ectodermverdickung bildet, die den Ventralganglien den Anfang giebt [1]). Die Lateralnerven bilden sich als Verlängerungen der Ventralganglien, indem jedes Ganglion nach hinten einen Auswuchs ausschickt. Die Dorsalganglien bilden sich auch aus den Ventralen, indem diese letzten dorsalwärts auswachsen. Die Bildung der Dorsalcommissur hat Salensky nicht beobachtet, aber spricht die Meinung aus, dass dieselbe sich wahrscheinlich durch Verschmelzung der Dorsalganglien bildet.

Also sind es die Ventralganglien allein, welche sich zuerst anlegen und von sich die Ventralcommissur, die Ventralnerven und

1) Je me crois autorisé à affirmer qu'elle dérive du même épaississement ectodermique qui donne naissance aux ganglions (9, p. 539).

die Dorsalganglien ausbilden. Aber in einer anderen Stelle seiner Arbeit sagt Salensky: es ist die Ventralcommissur, die als die erste erscheint und nur später dehnen sich die Kopfganglien dorsalwärts aus[1]). Also was erscheint zuerst in der Entwicklung des Nervensystems bei Monopora: die Ventralganglien oder die Ventralcommissur?

Die angeführten Beobachtungen über die Entwicklung des Nervensystem bei Monopora, welche nach Salensky „le but principal de ses recherches embryologiques" zusammenstellen, stehen im scharfen Widerspruche mit den Daten über die Entwicklung desselben Systems bei Tetr. und Drep.: die Entwicklung des Nervensystems verläuft hier in ganz anderer Weise. Das Nervensystem legt sich sehr früh an; schon in der Gastrula legen sich die Ventral- sowie Dorsalganglien an als einreihige Ectodermverdickungen. Die Ventrallängsstämme entstehen selbständig als eine paarige ventrale Ectodermleiste, die sich mit dem entsprechenden Ventralganglion durch eine schwächere Ectodermverdickung resp. Längscommissur verbindet. Die Dorsalganglien entstehen unabhängig von den ventralen und jeder vereinigt sich mit der dorsalen Ectodermleiste durch eine schwächere Ectodermverdickung. Die ventrale sowie die dorsale Commissur bildet sich als quere Ectodermverdickung zwischen den Ganglien. Die dorsale Commissur, die sich als Verdickung des Ectoderms bildet, ist provisorisch und wird durch eine andere (secundäre) ersetzt, die sich durch Verschmelzung der Dorsalganglien bildet. Das Nervensystem ist also ein doppeltes: ein ventrales und ein dorsales, beide sind nach demselben Plane gebaut und entwickeln sich in derselben Weise; das definitive Nervensystem bildet sich durch die Vereinigung beider Systeme, indem das Ventral- und Dorsal-Ganglion jeder Seite miteinander verschmelzen und so bildet sich ein Neuralring, der den Rüssel umfasst.

Man kann leicht ersehen, dass die Beobachtungen bei Monopora und diejenige bei Tetr. und Dr. scharf einander gegen-

1) Chez Monopora les deux ganglions et la commissure situes entre l'ébauche de l'ésophage et celle de la trompe apparaissent en premier lieu, ou, en d'autres termes la commissure ventral et forme la première. Plus tard seulement les ganglions céphaliques s'étendent vers la face dorsale. En même temps s'opère la differentation des lobes dorsaux et des lobes ventraux (9, p. 547).

über stehen. Die Ursache dieser Differenz beruht darin, dass die von Salensky untersuchten Embryonen sehr alt sind, und Salensky beschreibt den anatomischen Bau des schon fertigen Nervensystems und hält denselben für einen entwicklungsgeschichtlichen Zustand: die Fig. 30—33 entsprechen den spätesten Stadien bei Tetr. und Drep. Die wichtigste Frage in der Entwicklung des Nervensystems, die Salensky besonders ins Auge gefasst hat ist diese: wie bilden sich die Ventrallängsstämme? Nach Salensky bilden sich die Ventrallängsstämme als Auswüchse aus den Ventralganglien und Salensky giebt Abbildungen, aber diese sind durchaus nicht überzeugend. Die Figuren 31—33, welche eine consequente Verlängerung der Ventralnerven zu demonstriren haben, zeigen nur, dass die Ventralnerven sich vom Ectoderm vorn schon losgelöst haben und nach hinten stehen sie noch mit demselben im Zusammenhange. Das letzte findet Bestätigung in Worten von Salensky: „Chez les deux Embryons, figurés en 31 et en 32, les limites postérieures das nerfs latéraux sont peu distinctes“ (p. 540). Also entscheiden die optischen Schnitte die Frage nicht; diese kann nur auf wirklichen Schnitten entschieden werden. Salensky giebt deren drei in Fig. 30, 30 A und 30 B, Taf. XXXI. Die Fig. 30, die einen Querschnitt darstellt, hat den Abgang des Ventralnerven von dem Ventralganglion aus zu demonstriren. Dieser Schnitt ist durchaus kein querer, er ist ein Schräglängsschnitt, der beide Ganglien der Rechtseite geschnitten hat, der Längsnerv ist nicht getroffen. Ausserdem ist der Embryo sehr alt und der Schnitt zeigt die schon fertigen histologischen und anatomischen und nicht entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen. Die Fig. 30 A hat die Ventralnerven zu zeigen, welche zwischen dem Ecto- und Mesoderm nach hinten auswachsen. Diese sind durch „Nl“ bezeichnet. Und man hat volles Recht zu appelliren, warum diese Zellen als Neuralanlage bezeichnet sind, wenn sie in der Mesodermschicht (Msst) liegen und einen Theil derselben darstellen? Auf dem Schnitte Fig. 30 B ist nur ein Längsnerv getroffen und dieser ist durch eine einzige Zelle repräsentirt [1]), die in Wirklichkeit eine Mesodermzelle ist, in dem

1) . . . d'un côté seulement on distingue une seule cellule qui peut être considérée comme appartenant au nerf latérale (p. 541).

somatischen Blatte liegt und den benachbarten Zellen im Ganzen gleich ist.

Nach der Analyse der Abbildungen von Salensky kann ich diesen Schluss machen: dieselben sind durchaus nicht überzeugend und beschützen keineswegs die These, für welche sie angeführt sind; anderseits erlauben mir die diesbezüglichen Stadien bei Tetr. und Drep., die Beobachtungen von Salensky über Entwicklung des Nervensystems bei Monopora als falsche zu halten. Gegen die Beobachtungen von Salensky sprechen schon die Beobachtungen von Bürger (10, p. 474), zufolge denen die Kopfscheiben die Dorsalganglien bringen, die Rumpfscheiben aber die Ventralganglien und die Seitenstämme liefern, und diese letzten bilden sich aus der Grundschicht des Ectoderms [1]). Diese Angaben von Bürger stehen mit Beobachtungen Salensky's über die Entwicklung des Nervensystems bei Pilidium wiederum in auffallendem Widerspruche, da nach Salensky (3) sich das Centralnervensystem bei Pilidium aus einer einzigen Anlage bildet, die diejenige der Ventralganglien ist; also in derselben falschen Weise wie bei Monopora.

Die Abbildung der Längsnerven hält Salensky für den Grundstein seiner theoretischen Betrachtungen über die Homologie der Längsnerven mit den Schlundcommissuren der Anneliden: er nimmt an, dass dies sowie jene als Auswüchse von den Kopfganglien entstehen und aus diesem Grunde allein miteinander homolog sind. Die Längsnerven der Nemertinen, soviel mich meine und Bürger's Beobachtungen lehren, sind keine Auswüchse der Ganglien; es ist dies allein schon genug, um die Ansicht von Salensky als eine unhaltbare zu erkennen und ich enthalte mich, noch die anderen Einwendungen gegen dieselbe anzuführen.

Das Mesoderm. Bei Monopora bildet sich das Mesoderm aus den Mesenchymzellen, welche — wie schon erwähnt ist — aus mehreren Stellen der Blastula in die Segmentationshöhle emigriren. Diese ordnen sich bald in zwei Gruppen — wie es geschieht, ist nicht gezeigt —, die sich unabhängig von

1) Es bildet nämlich die ursprünglich einschichtige Keimplatte bald mindestens zwei Schichten. Aus der äusseren wird die Haut, die innere liefert das Zellmaterial für die Ganglien oder die Seitenstämme (10, p. 474).

einander entwickeln. Die eine Gruppe, die nahe dem Blastoporus liegt, verwandelt sich später in eine sehr schwache einreihige Schicht, die zwischen dem Ecto- und Entoderm liegt und das Körpermesoderm darstellt. Die Verwandlung selbst gesteht Salensky nicht beobachtet zu haben. Das Körpermesoblast bleibt sehr lang einschichtig, und es ist nur bei den wurmförmigen Embryonen, dass dasselbe sich verdickt und auf das splanchnische und das somatische Blatt zertheilt, die ein Cölom begrenzen. Später breitet sich das Körpermesoderm in die Kopfregion aus und lagert sich zwischen dem Ectoderm und Kopfmesoderm. In der Kopfregion zerfällt das Körpermesoderm in das splanchnische und das somatische Blatt gar nicht und entspricht dem Somatopleura allein.

Die andere Mesenchymgruppe befindet sich im künftigen Vorderende des Körpers und stellt die Anlage des Rüsselmuskelblattes, der Rüsselscheide und des Kopfmesoderms dar. Das letzte bietet jenen Theil des vorderen Mesoderms, der, nach der Trennung der Rüsselscheide, in die Kopfspitze zu liegen kommt. Später verdickt sich dasselbe und verwandelt sich in Bindegewebe. Bei Tetr. und Drep. entwickelt sich das Körpermesoderm, soviel mich meine Beobachtungen lehren, in ganz anderer Weise: dasselbe bildet sich aus vier Mesodermmutterzellen, indem jede einen Mesodermstreifen zur Bildung bringt. Der Anfangs einschichtige Mesodermstreifen wird bald zweischichtig und besitzt eine spaltenförmige Höhle. Die zwei ventralen Mesodermstreifen verwachsen miteinander, die zwei dorsalen wiederholen dasselbe, und so bilden sich ein ventraler und ein dorsaler Mesodermsack, die mit einander verwachsen, und nun bildet sich das definitive Cölom. In Stadien, wo das Entoderm mehrschichtig ist, fallen beide Blätter zusammen, und das Cölom ist unterdrückt. Später tritt dasselbe wiederum auf und ist in der Kopfspitze ebenso deutlich, wie im übrigen Körper.

Die Differenz zwischen beiden Beobachtungen ist auffallend:

1. Das Mesenchym existirt bei Tetr. und Drep. nicht; ich habe diesen Punkt schon besprochen.

2°. Von zwei Gruppen der Mesodermzellen entspricht die hintere den ventralen Mesodermstreifen bei Tetr. und Drep., aber ihre Entstehungsweise ist bei Monopora unbekannt.

Die andere aber, vordere Zellgruppe — wie sie Salensky schildert — ist kein Mesoderm: dieselbe stellt die Anlage der Kopfgrube dar, die sich bei Tetr. und Drep. schon in der Gastrula anlegt und stellt eine fächerförmige Platte aus sehr verlängerten Zellen dar. Ist der Längsschnitt nur wenig schräg, da diese Zellen schrägquer getroffen werden und bieten das Bild dar, wie es in Fig. 24 von Salensky abgezeichnet ist. Also hat Salensky die Anlage der Kopfgrube resp. des Frontalorgans für das Mesoderm angenommen, das er als das vordere bezeichnet. Der Fehler von Salensky erweist sich noch verständlicher aus folgenden Erwägungen: erstens, Salensky hat die Kopfgrube überhaupt vermisst, die jedoch bei Monopora existirt [1]) und zweitens, wie haben sich die Mesenchymzellen in diese zwei Gruppen zusammengezogen? Salensky gesteht, das nicht beobachtet zu haben; und wie können sie eine solche Zusammenziehung nach zwei Punkten ausführen, wenn sie aus mehreren Stellen der Blastula, also multiplär entstehen?

3. Die hintere Zellengruppe verwandelt sich in eine einreihige Schicht. Dieses Stadium entspricht demjenigen bei Tetr. und Drep., als die Mesodermstreifen noch einschichtig sind.

4. Das Mesoderm verdickt sich und wird zweischichtig. Dieses Stadium entspricht demjenigen bei Tetr. und Drep., als die Mesodermstreifen zweischichtig werden und differenziren sich auf das somatische und das splanchnische Blatt.

5. Das Cölom bildet sich bei Monopora als ein Schizocöl. Dieses Moment bei Monopora entspricht jenem bei Tetr. und Drep., als die zueinander gepressten Mesodermstreifen sich wiederum trennen. Diese Trennung der Blätter hat Salensky als eine Delamination für Bildung des Cöloms angenommen.

6. Bei Tetr. und Drep. existirt kein Kopfmesoderm und ich halte, dass ein solches auch bei Monopora nicht existirt. Die Fig. 34 und 34A von Salensky, welche das Kopfmesoderm bei Monopora zu repräsentiren haben, sind ganz falsch aufgefasst: das mit „Msep." bezeichnete Mesoderm ist in Wirklichkeit das somatische Blatt des Körpermesoderms, das dem

1) Bei Prosorochmus ist die Kopfgrube sehr stark entwickelt (10, Taf. 18, Fig. 12, p. 142) und Prosorochmus steht der Monopora sehr nahe; nach Bürger ist die Monopora ein Prosorochmus (10, p. 50).

Ectoderm unterliegt und die Kopfdrüse bekleidet, wie es bei Tetr. besonders klar ist, da die Kopfdrüse hier sehr gross ist. Die Richtigkeit des Ausgesprochenen stütze ich auch mit der Fig. 38 von Salensky, wo das somatische Blatt auf der Ventralseite die Kopfspitze gleichmässig und ununterbrochen erreicht. Was Salensky in Fig. 41 A mit „Mscp." als Kopfmesoderm bezeichnet, ist in Wirklichkeit etwas zusammengesetztes: man muss: 1) das somatische Blatt, das dem Ectoderm unterliegt und 2) dasjenige, das die Kopfdrüse bekleidet, abstrahiren, und dann bleibt ein Zellenhaufen, der die atrophirte Kopfgrube darstellt. Dieser Zellenhaufen entspricht bei Monopora der Lage sowie dem histologischen Zustande nach der in Atrophie begriffenen Kopfgrube von Tetr. und besonders derjenigen von Drep., wo die Kopfgrube grösser ist. Also was Salensky als Kopfmesoderm beschreibt, ist in Wirklichkeit die Kopfgrube, deren Anlage Salensky als das vordere Mesoderm bezeichnet; etwas später grenzt an diese das Rüsselmesoderm, dessen Entstehung Salensky völlig vermisst hat; noch später differenzirt sich das Rüsselmesoderm, und die Kopfgrube hält Salensky als Rest des vorderen Mesoderms, den er als Kopfmesoderm versteht.

Die Kopfdrüse hat Salensky nur in spätesten Stadien beobachtet. Zum ersten Male bemerkt er dieselbe bei dem Embryo, bei welchem das Nervensystem, der Rüssel und Oesophagus schon angelegt sind (9, Fig. 29, p. 538), und bildet sich die Kopfdrüse nach ihm als ein Haufen der einzelligen Ectodermdrüsen. Bei Tetr. und Drep. legt sich die Kopfdrüse schon in der Blastula an und stellt ein charakteristisches Feld dar, das sich später einstülpt, und die Einstülpungshöhle füllt sich mit Zellen aus.

Also hat Salensky die frühesten Stadien der Entwicklung der Kopfdrüse nicht beobachtet, und die schon histologisch differenzirte Kopfdrüse hält er für die Anlage derselben.

In Uebereinstimmung mit dem vorgeschickten Plane habe ich nun einige Worte über die Verwandtschaft der Nemertinen zu sagen. Die Frage über die systematische Stellung der Nemertinen ist eine sehr schwierige und steht mit dem allgemeinen Problem im Zusammenhang: was sind die Würmer überhaupt und welche Beziehungen sind zwischen den verschiedenen Wurmgruppen. Die

dazu gehörigen zahlreichen Theorien, Hypothesen und Ansichten haben das Problem sehr complicirt gemacht, und die systematische Stellung jeder beliebigen Wurmgruppe betrachtet man sehr abweichend von einander. Mit den Nemertinen verhält es sich in derselben Weise, und die Frage über ihre Verwandtschaft beantwortet man zur Zeit verschieden: die einen halten die Nemertinen als einen Abzweig von den Turbellarien, die anderen betrachten dieselben als eine selbständige Ordnung, die derjenigen der Turbellarien gleichwerthig ist, noch andere verstehen die Nemertinen als Verwandte der Anneliden und zuletzt betrachten einige dieselben als eine den Mollusken, Enteropneusten und den Vertebraten nahestehende Gruppe. Von diesen Ansichten sind zwei wesentlich wichtig: die eine, welche die Beziehungen der Nemertinen zu den Turbellarien behandelt und die andere, welche die Nemertinen als Verwandte der Anneliden betrachtet.

Die Beziehungen der Nemertinen zu den Turbellarien sowie zu den Annediden sind schon von Bürger (10, p. 700—9) eingehend behandelt, indem seine Deduction auf den anatomischen Verhältnissen hauptsächlich beruht. Die Uebereinstimmung zwischen den Nemertinen und den Turbellarien äussert sich in dem Bau des Hautepithels und des ungegliederten Muskelschlauches; die Organe liegen bei beiden in dem Parenchym und das Cölom hat sich nicht entwickelt; das Nervensystem und die Sinnesorgane der Nemertinen sprechen für ihre Verwandtschaft mit den Turbellarien; die gemeinsamen Verhältnisse finden sich auch im Excretionsystem und im Darmtractus, indem Bürger den Rüssel der Nemertinen für ein dem Pharynx der Turbellarien homologes Organ hält. Soweit dehnt sich die Uebereinstimmung zwischen den Nemertinen und den Turbellarien aus. Bürger fügt auch die Eigenthümlichkeiten hinzu, welche beide Gruppen von einander trennen; das sind: der Bau des Blutgefässsystems, des Geschlechtsapparates und die Anwesenheit des Afters bei den Nemertinen.

Die Beziehungen der Nemertinen zu den Anneliden zeigen sich in der Homologie des Blutgefässsystems, sowie der Geschlechtssäcke der Nemertinen mit dem Cölom der Anneliden. Die Uebereinstimmung zwischen beiden Gruppen äussert sich noch in dem Nervensystem, indem man ein solches, wie es bei Drepanophorus existirt, demjenigen der Anneliden homologisiren kann. Der Rüssel der Nemertinen kann dem Pharinx der Anneliden ent-

sprechen, abgesehen davon, dass der erste dorsal und der letzte ventral liegt. So wenige sind die Uebereinstimmungspunkte zwischen den Nemertinen und den Anneliden, und sind noch die Metanephridien und die Hautcuticula, denen nichts Entsprechendes die Nemertinen haben. Nach Erwägung der Beziehungen der Nemertinen zu den Turbellarien einer- und zu den Anneliden anderseits macht Bürger den Schluss, dass nur von einer Verwandtschaft der Nemertinen zu den Turbellarien die Rede sein kann (p. 711).

Schon voraus kann ich sagen, dass ich mit diesem Schlusse übereinstimme, aber ich ziehe denselben aus andern Betrachtungen, die sich zur Morphologie des Mesoderms, des Nervensystems und des Rüssels beziehen.

Vergleichen wir die Evolution des Mesoderms bei drei dieser Wurmgruppen. Bei den Anneliden entwickelt sich das Mesoderm aus zwei Mutterzellen, welche jede einen Mesodermstreifen giebt; bei den Nemertinen bildet sich dasselbe aus vier Mutterzellen, welche jede auch einen Mesodermstreifen zur Bildung bringt. Es ist ohne Weiteres sichtbar, dass die ventralen Mutterzellen nebst ihren Mesodermstreifen bei den Nemertinen mit den Mutterzellen nebst ihren Mesodermstreifen bei den Anneliden homolog sind. Ein einziger Unterschied ist zwischen ihnen, dass die Mutterzellen der Nemertinen sich karyokinetisch theilen, dagegen ist die Theilung bei denjenigen der Anneliden, meines Wissens, nicht beobachtet. Dieser Unterschied ist aber kein prinzipieller, da die Mutterzellen des Mesoderms sich bei den Mollusken karyokinetisch theilen, wie es bei Patella (16, Taf. IV, Fig. 49, p. 13) und neuerlich bei Limax (17, Taf. XXIII, Fig. 56, p. 451) beobachtet ist. Also sind die ventralen Mutterzellen nebst ihren Mesodermstreifen der Nemertinen denjenigen der Anneliden homolog; für die dorsalen Mutterzellen der Nemertinen findet sich dagegen nichts Entsprechendes bei den Anneliden. Die Bildung des Mesoderms, wie sie bei den Nemertinen existirt, ist jedenfalls mehr primitiv, und wir müssen nach seinem Prototypus bei den niederen Bilaterien suchen. Wir finden einen solchen bei den Turbellarien. Bei Discocelis tigrina legt sich (nach Lang 18) das Mesoderm als vier Mesodermzellen an, die radial angeordnet sind; die radiale Anlage des Mesoderms in der Zahl der vier Zellen hat auch Perejaslawzewa (19, p. 170, 172

und 177) bei Aphanostoma und bei anderen Turbellarien beobachtet. Den Anlage-Typus des Mesoderms in der Zahl der vier radial gelagerten Zellen halte ich für einen primitiven, da derselbe bei den Turbellarien existirt, welche wir jedenfalls für primitive Bilaterien annehmen, und, scheint mir, dass derselbe schon bei den Ctenophoren wurzelt, wo das Mesoderm eine radiale Platte darstellt (20, Fig. 15 und 30, p. 650 und 652). Den primitiven Anlage-Typus des Mesoderms, wie er bei den Turbellarien existirt, betrachte ich als einen Ausgangspunkt der Evolution des Mesoderms: bei den Nemertinen ist er noch behalten, aber die radiale Anordnung der vier Zellen ist schon in eine bilateralsymmetrische übergegangen. Diese Verwandlung verbindet sich natürlich mit der früh auftretenden Bisymmetrie, die in der Blastula schon existiert; und ich glaube, dass bei den niederen Nemertinen, die eine radiale Gastrula besitzen, die Verhältnisse sich noch mehr dem primitiven Typus nähern. Bei den Anneliden ist dieser primitive Anlage-Typus des Mesoderms stark modificirt, indem die dorsalen Mutterzellen verschwunden und nur die ventralen beibehalten sind.

Ist der radiale Anlage-Typus des Mesoderms ein Ausgangspunkt für die Evolution desselben bei diesen drei Wurmgruppen, dann kann man schliessen, dass sie alle drei von einem gemeinsamen Ancestor ausgegangen sind, indem die Anneliden sich am frühesten abgezweigt haben, die Nemertinen aber viel später, und dadurch sind sie den Turbellarien genähert. Sind unsere Betrachtungen richtig, dann ist die neuerlich von Willey (21) ausgesprochene Hypothese über die diphyletische Entstehung der Bilaterien nicht annehmbar.

Die weitere Entwicklung des Mesoderms bei diesen drei Wurmgruppen verläuft wesentlich verschieden. Bei den Anneliden gliedert sich der paarige Mesodermstreifen, und das Cölom tritt in ein zweites Stadium ein, indem die Höhlen der Ursegmente Reste des früheren spaltenförmigen Cöloms sind. Wollen wir diese Differenz zwischen diesen beiden Stadien schärfer ins Auge nehmen, können wir entsprechend ein primäres und ein secundäres Cölom unterscheiden. Bei den Nemertinen zeigen die Mesodermstreifen keine Spur der Metamerie, und das spaltenförmige Cölom bleibt im ersten Stadium der Entwicklung als ein primäres stehen. Dieses Cölom ist ein embryonales und existirt

nur kurze Zeit, später ist es verwischt und verwandelt sich — den anatomischen Untersuchungen nach — in das Parenchym. Bei den Turbellarien finden wir eine homologe Evolution des Mesoderms: die vier Mutterzellen des Mesoderms theilen sich und so bildet sich eine mesodermale Schicht, deren Bauplan näher nicht bekannt ist und welche sich später in zwei Blätter differenzirt, die eine Höhle begrenzen. Dies ist augenscheinlich das primäre Cölom, das Perejaslawzewa beobachtet hat (19, Taf. XIV, Fig. 91 und 92, p. 174—176[1]). Das letztere existirt nur eine kurze Zeit, und nach der Ausschlüpfung des Embryos beginnt seine Rückbildung, indem dasselbe in das Parenchym verwandelt wird. Also verläuft die Evolution des primären Cöloms bei den Turbellarien und den Nemertinen in derselben Weise, und das doppelte Cölom der letzten ist demjenigen der Turbellarien identisch, indem die dorsalen Mesodermstreifen der Nemertinen (nichts entspricht ihnen bei Anneliden) der dorsalen Hälfte des Mesoderms der Turbellarien homolog sind. Wir sehen also, dass, der Evolution des Mesoderms nach, die Nemertinen den Turbellarien näher stehen, als den Anneliden.

Die „Metamerie" der Nemertinen, die von Hubrecht aufgestellt (22) und von Hatschek (23) nur provisorisch unterstützt wurde, hat nichts mit derjenigen der Anneliden gemeinsam, wie es Burger schon bekämpft; aber er weiss nicht, sind es die Dorsoventralmuskeln oder die Geschlechtssäcke, welche die „Metamerie" ausüben. Soviel mich meine Beobachtungen lehren, liegt die erste Ursache der regelmässigen Abschnürung des Darmes in dem Auftreten der dorsoventralen Muskulatur, und die Geschlechtssäcke haben hier nichts zu thun: diese erscheinen später und accommodiren sich zur schon vorhandenen Abschnürung des Darmes. Bei den jungen Nemertinen, welche schon gut ausgesprochene Darmtaschen besitzen, sind noch keine Spuren der Geschlechtssäcke vorhanden (auf Schnitten). Also kommt den letzteren keine formative Rolle in der Bildung der „Metamerie" zu. Ferner sieht Bürger in den Geschlechtssäcken „eine dem Cölom der Anneliden" vergleichbare Bildung (p. 707). Wie schon gezeigt ist, haben die Nemertinen ein wirkliches embryonales

1) Ich kann mich nicht enthalten auszusprechen, mit welcher Nachlässigkeit die Figuren beschrieben sind!

Cölom, das dem primären der Anneliden homolog ist, und mir scheint, dass die Geschlechtssäcke als die Einstülpungen des somatischen Blattes (wenigstens bei den Metanemertinen) entstehen; dafür sprechen, vermuthlich, die Verhältnisse bei Drepanophorus, wo nach Bürger die Eier sich in den Geschlechtssäcken bilden, wenn diese ganz fertig sind.

Die Beziehungen der Nemertinen zu den Turbellarien äussern sich auch in dem Bau des Nervensystems. Das letztere der Nemertinen vergleicht man gewöhnlich mit demjenigen der Anneliden, und Hubrecht meint, Drepanophorus nähere sich am meisten dem Annelidentypus, weil die Seitenstämme nach der ventralen Medianebene hingerückt sind und unter dem Darm verlaufen" (10, p. 45). Bürger nimmt, aus ontogenetischen Gründen, eine ganz allgemeine Homologie an, indem nach ihm die Dorsalganglien der Nemertinen dem Oberschlundganglion der Anneliden, und die Ventralganglien nebst Seitenstämmen der ersteren dem Unterschlundganglion nebst Bauchmark der letzteren homolog sind. Seine Ansicht stützt Bürger auch mit dem Beispiele bei Drepanophorus, indem er jeden der Seitenstämme einer Bauchmarkhälfte gleichsetzt, widerspricht also die letzte Vergleichungsweise mit der ersten. Abgesehen davon, dass die anatomische Vergleichung variiren kann, halte ich dieselbe hier für eine willkürliche, da man nur einige Theile des Systems vergleicht, während die anderen nicht berücksichtigt werden.

Das Nervensystem der Nemertinen besteht, ausser den Dorsal- und Ventralganglien nebst Ventrallängsstämmen, aus dem Dorsal- und Bauchnerv, obwohl der letzte nur bei Gattung Carinoma bekannt ist (10, Taf. XIV, Fig. 6, ebenso 25, Taf. III, Fig. 6). Nehmen wir alle diese Nerven in Anspruch, dann bekommen wir ein volles Nervensystem der Nemertinen. Ein solches besteht aus vier Längsnerven und ist nach dem strahligen Plane gebaut. Dieser strahlige Bau des Systems zeigt sich in der Ontogenie noch deutlicher und mehr vollständiger. Bei dem Embryo existiren noch zwei Dorsallängstämme, die mit den Dorsalganglien in Verbindung stehen und später mit ihnen verschmelzen. Diese entwicklungsgeschichtliche Thatsache zeigt, dass das Nervensystem der Nemertinen wenigstens aus 6 Längsstämmen[1]) besteht. Ein

1) Der Dorsalnerv bildet sich als eine medialdorsale Ectodermleiste und nicht durch Verflechtung der Zweige der Seitenstämme, wie

solches Nervensystem, in voller Zusammensetzung genommen, muss man in erster Linie mit demjenigen der Turbellarien vergleichen, wo dasselbe auch mehrstrahlig ist. Bei den Polycladen besteht das Nervensystem nach Lang (24, p. 77) aus dem Gehirn, von welchem acht Längsstämme ausgehen und zwei von diesen etwas stärker sind. Diesem strahligen Nervensystem der Polycladen knüpft sich dasjenige der Nemertinen enger an, als demjenigen der Anneliden. Für einen primitiven Typus des Nervensystems halte ich hier denjenigen der Polycladen, und diesem steht dasjenige der Nemertinen sehr nahe. Diese Annäherung documentirt sich besonders in den embryonalen Dorsallängsstämmen, welche einen früheren phyletischen Zustand recapituliren. Ich lege viel Gewicht auf diese Thatsache aus der Entwicklung, da dieselbe allein uns lehrt, die Morphologie des Nervensystems der Nemertinen in einem neuen Lichte zu betrachten, und die embryonalen Dorsallängsstämme halte ich für ein palingenetisches Merkmal, das die Nemertinen den Turbellarien eng verknüpft.

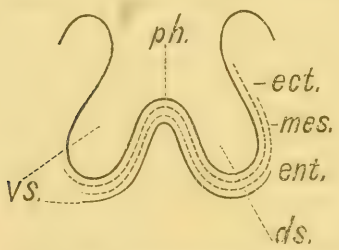
Die Beziehungen der Nemertinen zu den Turbellarien zeigen sich auch in der Morphologie des Rüssels. Dieser letzte ist nach Bürger (10, p. 703) dem Pharynx der Turbellarien homolog. Seine Ansicht stützt Autor auf die folgenden Thatsachen: 1. „Bei Malacobdella stehen Rüssel und Vorderdarm in einem derartigen Zusammenhange, dass erstere eine Einstülpung des letzteren vorstellt. 2. Entsteht der Rüssel stets aus einer Ectodermeinstülpung, die mit einem dieselbe umgebenden Mesodermwulste verschmilzt. Die Anlage des Rüssels erfolgt bei den Nemertinen am selben Orte wie die des Vorderdarmes und mit ihr gemeinschaftlich."

Aus diesen Thatsachen kann man schliessen, dass der Rüssel keinen selbständigen Ursprung hat und nichts mehr als ein Zuviel des Vorderdarmes darstellt. Es ist aber die Argumentation von Bürger ganz falsch, und das Irrthümliche liegt darin, dass Bürger vergessen hat, dass der Rüssel sowie der Vorderdarm sich selbständig und unabhängig von einander anlegen. Wenden wir uns zur Entwicklungsgeschichte, um die Verhältnisse zwischen dem Rüssel und dem Vorderdarm zu ermitteln. Wir haben die onto- und phylogenetische Evolution des Vorderdarmes schon gezeigt: bei allen Variationen des letzteren bewahrt der Rüssel

es Bürger meint (p. 710). Man kann vermuthen, dass der Bauchnerv dem dorsalen analogisch entsteht.

immer seine Selbständigkeit. Seine Beziehungen zum Darmtractus sind secundär und treten nur mit der Atrophie des primären Vorderdarmes auf, indem er einen ventralen Divertikel bildet, der zum secundären Vorderdarm wird. Also ist es der secundäre Vorderdarm, der als eine Ausstülpung des Rüssels entsteht, und nicht umgekehrt, wie es Bürger meint. Der Divertikel des Rüssels ist keineswegs der primäre stark nach vorne gerückte Vorderdarm, derselbe bildet sich selbständig, wie es aus Beziehungen desselben zum Rüssel bei Drepanophorus, Tetrastemma, Monopora und Prosarochmus verständlich ist.

Die Beziehungen des Rüssels zum Turbellarienschlunde, scheint mir, in folgender Weise zu betrachten möglich: die Rüsseleinstülpung, die einen Divertikel abgiebt, kann man einem Entwicklungsstadium des Turbellarienschlundes gleichsetzen: die innere Falte (*ph.*) entspricht dem Pharynx, und der Rest stellt seine Tasche dar. Denken wir uns, dass das Entoderm (*ent.*) der Apex des Schlundes anliegt, dann, nach dem Durchbruch nach aussen, bildet sich ein Schlund, wie er bei den Turbellarien existirt, und diese Bildungsweise desselben ist principiell dieselbe wie die gewöhnliche, durch eine circuläre Faltung. Denken wir dagegen, dass die innere Falte sich nicht mehr entwickelt, dann der dorsale Schenkel (*ds.*) zum Rüssel wird und der ventrale zum secundären Vorderdarm (*vs.*). Diese Ansicht findet eine Bekräftigung in der ontogenetischen Thatsache, dass bei Drepanophorus die Rüsseleinstülpung den ventralen Divertikel bildet, der bald atrophirt. Also haben sich der Schlund der Turbellarien und der Rüssel der Nemertinen aus einer derselben ancestralen Einstülpung entwickelt, und der Rüssel ist nicht dem Pharynx, sondern der dorsalen Hälfte der Tasche homolog; die ventrale bildet den secundären Vorderdarm. Diese Ansicht, die mir am einfachsten die Morphologie des Rüssels darzustellen scheint, spreche ich nur provisorisch aus, da ich überzeugt bin, dass die Frage über das morphologische Wesen dieses problematischen Organes noch weit von der Lösung entfernt steht.



Literaturverzeichniss.

1. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Acad. de St. Petersb. VII. sér. T. 14. 1869.
1¹. Derselbe, Vergleichend-embryologische Studien. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.
2. Bütschli, Einige Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidium. Arch. f. Naturgesch. 39, I. 1873.
3. Salensky, Bau und Metamorphose des Pilidium. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 43. 1886.
4. Bürger, Studien zu einer Revision der Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Ber. Nat.-Ges. Freiburg. 8 Bd. 1894.
5. Hubrecht, Contribution to the embryologie of the Nemertea. Quart. Journ. of mic. sc. Vol. 26. 1886.
6. Diek, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 8 Bd. 1874.
7. Hoffmann, Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen. I. Zur Entwicklungsgeschichte von Tetrostemma varicolor arst. Niederländ. Archiv f. Zoologie. 3. Bd. 1876—77.
8. Barrois, Mém. sur l'embryogénie des Nemertes. Annales des sciences nat. 6. série. Zool. T. 6. 1877.
9. Salensky, Recherches sur le développement de Monopora vivipara. Archives de Biologie. T. 5. 1884.
10. Bürger, Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monographie: Nemertinen. Berlin. 1895.
11. Boveri, Zellen-Studien. Heft 3. 1890.
12. Van der Stricht, La maturation et la fécondation de l'euf d'Amphioxus. Arch. de Biol. T. XIV. 1896.
13. Hertwig, O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. m. Anat. 36. Bd. 1890.
14. Platner, Die erste Entwicklung befruchteter und pathenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biol. Centr. Bd. VIII—IX. 1888.
Blochmann, Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb. 15. 1889.
v. Erlanger, Zur Morphologie und Embryologie einiger Tardigraden (Macrobiotus macronix). Biol. Cent. XV. p. 776. 1895.
15. Korschelt und Hader, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte etc. Bd. I. p. 149. Jena 1890.
16. Patten Wiliam, The embryologie of Patella. Arbeit aus dem Zool. Inst. Wien. Bd. VI. 1886.
17. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus etc. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 62. 1896.
18. Lang, Die Polycladen des Golfs von Neapel etc. Monographie und (15).
19. Perejaslawzewa, Monographie des Turbellaries de la mer noire. Schrift der Neuruss Ges., Odessa. Bd. XVII. 1893.

20. Metschnikoff, Vergleichend-embryologische Studien. Ueber die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenopheren. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 42. 1885.
21. Willey, On Ctenoplana. Quarterly Journ. of mic. sc. Vol. 39. part. 3. 1896.
22. Hubrecht, Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf etc. Nied. Arch. Zoolog. Bd. 2. 1875.
22. Derselbe, Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems der Nem. (cit. nach Bürger. 10. p. 45).
Derselbe, The Peripheral nervous system in Palaeo and Schizom etc. Quart. Journ. of mic. sc. Vol. 20. 1880.
23. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie. Jena 1891. 3 Lief. p. 389 (cit. nach Bürg.).
24. Lang, A., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminten. Mittheil. aus d. Zool. Stat. zu Neap. Bd. III. 1882.
25. Bürger, Beiträge zur Anatomie, Systematie etc. der Nemertinen. Zeit. f. w. Zool. Bd. 61. 1895.

(Aus dem anatomischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.)

Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältniss zur Theilung des Zellleibes [1]).

Von

K. Kostanecki.

Hierzu Tafel XXIX und XXX und 10 Figuren im Text.

Die fundamentalen Arbeiten von Flemming, van Beneden, Boveri, Rabl haben uns gelehrt, die ganze während der Mitose auftretende achromatische Figur als den mechanischen Apparat zu betrachten, durch dessen active Bewegungen sowohl die Vertheilung der Tochterelemente der Chromosomen auf die beiden Tochterzellen, als auch die Theilung der Zelle selbst bewerkstelligt wird. Es bewahrheiten sich immer mehr die Worte van Beneden's: „Dans notre opinion tous les mouvements internes, qui accompagnent la division cellulaire, ont leur cause immédiate dans la contractilité des fibrilles du protoplasme cellulaire et dans leur arrangement en une sorte de système musculaire radiaire, composé de groupes antagonistes; le corpuscule central joue dans le système le rôle d'un organe d'insertion."

Die Bestrebungen der neueren Arbeiten gehen dahin, die Wirkungsweise der einzelnen Abschnitte der protoplasmatischen Figur in ihrem Verhältniss zu den einzelnen Phasen der Mitose zu analysiren und daraus die Mechanik jeder sichtbaren Bewegung und Formveränderung der Zelle zu erklären. Es ist klar, dass die Wirkungsweise der einzelnen Strahlengruppen dort am fruchtbarsten untersucht und dort am leichtesten wird herausgelesen

1) Vorgetragen in der Sitzung der mathem.-naturwissenschaftl. Klasse der polnischen Akademie der Wissenschaften in Krakau vom 1. Februar 1897.

werden können, wo die Strahlung während der Mitose besonders mächtig auftritt.

In der letzten Zeit habe ich mich gerade mit der Untersuchung von Zellen beschäftigt, in denen die achromatischen Structuren besonders stark und charakteristisch hervortraten, nämlich mit befruchteten Eiern und Furchungszellen von Ascaris megalocephala sowie Physa fontinalis.

Dies veranlasste mich, über die Bedeutung eines Theils der achromatischen Figur Aufschluss zu suchen, der bisher verhältnissmässig weniger Beachtung erfahren hat, nämlich über die Verhältnisse der Polstrahlung in den einzelnen Stadien der Mitose.

Eine genauere Einsicht in die sich an der Polstrahlung dieser beiden Zellarten abspielenden Vorgänge und deren eingehendere Analyse hat, glaube ich, manche Gesichtspunkte ergeben, die wohl eine allgemeinere Giltigkeit beanspruchen dürften.

A. Specieller Theil.

1. Ascaris megalocephala.

Es ist für das Studium der Verhältnisse der Polstrahlung ganz gleichgiltig, ob wir sie an dem befruchteten Ei selbst (der ersten Embryonalzelle) oder an einer der ersten Furchungszellen untersuchen; ich will deswegen im Folgenden Beispiele aus den beiden Zellenarten als Belege wählen[1]).

Bekanntlich liegt in dem befruchteten Ei von Ascaris meg., nachdem der eigentliche Befruchtungsprocess in ihm bereits abgeschlossen ist, die Mitose aber noch nicht begonnen hat, zwischen den beiden blasigen Geschlechtskernen das vom Spermatozoon stammende Centrosoma sammt dem dasselbe umgebenden protoplasmatischen Hof, dessen granulirte Masse sich an gefärbten Präparaten von dem übrigen, von hellen Vacuolen (hyalinen Kugeln) erfüllten Theile des Zellleibes scharf abhebt. (Ascaris-Arbeit Fig. 18, 19). Ganz ähnlich erscheint in jeder Furchungszelle, wenn sie schon im sogen. „Ruhestadium“ sich befindet,

1) Im Folgenden werde ich mich sowohl auf die dieser Arbeit beigegebenen Figuren als auch auf diejenigen Zeichnungen berufen, die in der mit Herrn Dr. Siedlecki veröffentlichten Arbeit (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48), die ich kurz Ascaris-Arbeit nennen will, enthalten sind.

zwischen dem Kern und der Zellperipherie gelegen, das Centrosoma sammt dem gleichen protoplasmatischen Hof.

Die Mitose wird nun durch Zweitheilung des Centrosomas eingeleitet — zwischen den beiden Tochtercentrosomen sieht man eine Verbindungsbrücke, die Anlage der späteren Centralspindel (Ascaris-Arbeit Fig. 1, 2). Der protoplasmatische Hof gewinnt beim Auseinanderrücken der Centrosomen eine langgestreckte Form, die bald in Hantelform übergeht und dann allmählich zur vollständigen Sonderung zweier protoplasmatischen Höfe führt, deren Centrosomen nur durch eine immer deutlicher werdende, aus einzelnen Fibrillen bestehende Centralspindel verbunden sind (Fig. 3 u. 20 der Ascaris-Arbeit und Fig. 1 u. 2 dieser Arbeit).

Um diese Zeit erst sieht man den Protoplasmahof einen deutlichen strahligen Bau aufweisen; die Strahlen, welche zunächst noch von geringer Ausdehnung sind, gewinnen allmählich nach allen Richtungen hin an Umfang. Ein Theil der Strahlen zieht gegen den Kern hin, die zukünftigen Zugfasern; der übrige Theil der Strahlung bildet die sog. Polstrahlung.

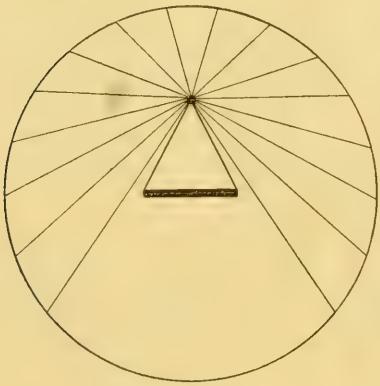
Man sieht nun bei genauerer Betrachtung, dass die von den beiden Centrosomen ausgehenden Strahlen nicht etwa lediglich bis zu derjenigen Ebene, welche durch die Mittellinie der Centralspindel geht, verlaufen, vielmehr überschreiten sie dieselbe und kreuzen sich dann auf ihrem weiteren Verlaufe mit denen der anderen Seite. Je weiter seitwärts, desto kleiner und auffallender wird der Winkel, unter dem diese charakteristische Durchkreuzung stattfindet (Fig. 1 u. 2, sowie 3 u. 20 der Ascaris-Arbeit).

Gleichzeitig mit dem Vorrücken der Prophasen (also der weiteren Entfernung der Centrosomen sowie der mächtigeren Ausbildung der Centralspindel) wird auch die Polstrahlung in allen Theilen mächtiger, und hierbei kann man Schritt für Schritt verfolgen, wie auch die Durchkreuzung der beiderseitigen Strahlen immer deutlicher und augenfälliger wird (Fig. 3—7). Gegen Ende der Prophasen, wenn die beiden Polkörper bereits annähernd ihre definitive, fürs Muttersternstadium charakteristische Stellung eingenommen haben, ist schliesslich das Verhältniss derart, dass zu beiden Seiten der Centralspindel eine mächtige Durchkreuzung der beiderseitigen Polstrahlensysteme zu gewahren ist, deren einzelne Fibrillen sich deutlich bis an die Grenzschicht des Proto-

plasma verfolgen lassen (Fig. 6—8, sowie 7—9 der Ascaris-Arbeit).

Wenn man nun die gesammte Polstrahlung eines einzigen Pols allein genauer ins Auge fasst, so wird man gewahr, dass dieselbe nicht nur die zugehörige, oberhalb der nunmehr bereits festzustellenden Aequatorialebene gelegene Zellhälfte beherrscht, sondern dass sie mächtig auf die andere Zellhälfte herübergreift, und dass die einzelnen Strahlen daselbst gleichfalls bis an die Zelloberfläche heran reichen.

Diejenigen Polstrahlen, welche der Centralspindel am nächsten gelegen sind, greifen am weitesten auf die andere Zellhälfte hinüber.



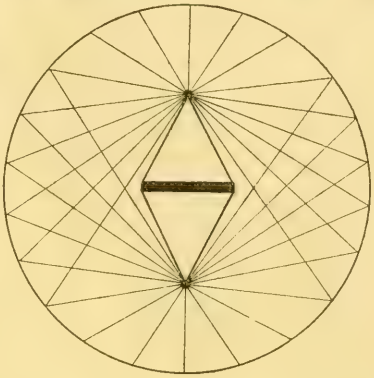
Schema 1.

Die gesammte, um jeden Pol gruppirte Polstrahlung bildet eine förmliche Strahlenkugel, aus der nur der von der Centralspindel und von dem Zugfasernkegel eingenommene Sector ausfällt (Schema 1). Bei diesem Sachverhalt ist es natürlich, dass, wenn man die beiden mächtigen Polstrahlenkugeln ins Auge fasst, man eine Kreuzung in den seitlichen Theilen der Polstrahlung gewahren muss, also: in der ganzen Polstrahlung mit Ausnahme desjenigen Theils, welcher ungefähr den sog. cônes antipodes van Beneden's entspricht (Schema 2, sowie Fig. 6—8, 13, sowie Ascaris-Arbeit Fig. 8, 9, 25).

Wie oben bereits hervorgehoben, lassen sich bereits in den Prophasen (ebenso weiter im Muttersternstadium) die einzelnen Strahlen bis an die Zelloberfläche verfolgen; da dies für beide Strahlensonnen gilt, so ist es natürlich, dass in dem Gebiet, wo die Durchkreuzung der ungemein zahlreichen Strahlen stattfindet, einzelne Fibrillen der beiderseitigen Strahlungen in bestimmten Punkten der Zellperipherie zusammentreffen (Schema 2, sowie die obigen Figuren).

Die hier erörterten Thatsachen treten an gut gelungenen Präparaten mit beinahe schematischer Klarheit hervor, wenn

man nur dabei bedenkt, dass die Ansammlung von grossen deutoplasmatischen Massen in den peripheren Zelltheilen den Verlauf der Strahlen etwas modificiren muss, und dass an dünnen Schnitten nicht alle Strahlen in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen sein können.



Schema 2.

Besondere Aufmerksamkeit habe ich nun dem Muttersternstadium sowie den darauffolgenden Stadien bis zur Durchschnürung des Zellleibes gewidmet, um festzustellen, auf welche Weise die Durchkreuzung der Strahlen sich ausgleicht; denn es ist klar, dass eine genaue Scheidung des Gebiets, welches jede der beiden Strahlensonnen beherrscht, eintreten muss, bevor die Durchschnürung des Zellleibes erfolgen kann.

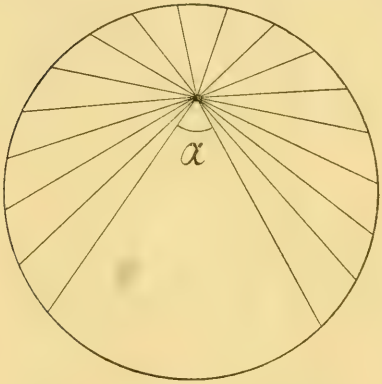
Es lässt sich nun feststellen, dass vor allem im Muttersternstadium sich jedes Strahlensystem allmählich auf die ihm zugehörige Zellhälfte zurückzieht; und diese Verhältnisse der Polstrahlung bedingen sogar eine allmäliche Aenderung in dem Aussehen der ganzen karyokinetischen Spindel, so dass die Phase, welche man als Mutterstern bezeichnet, ein recht verschiedenes Bild darbieten kann, und man genöthigt ist, frühe, späte Muttersternstadien mit allen möglichen Uebergängen zu unterscheiden.

Nach Abschluss der Prophasen und bei Beginn des Muttersterns hat die gesammte Strahlung der Zelle ihre besondere Blüthe erreicht, in diesem Augenblick ist auch die Durchkreuzung der Strahlen am mächtigsten, dann erst sieht man allmählich das Gebiet, in dem diese Kreuzung stattfindet, schmäler werden, derart, dass gegen Ende des Muttersternstadiums die Strahlen sich für gewöhnlich nur in einem verhältnissmässig schmalen Ring im Aequator schneiden (Fig. 9 der Ascaris-Arbeit, hier Fig. 9, 10).

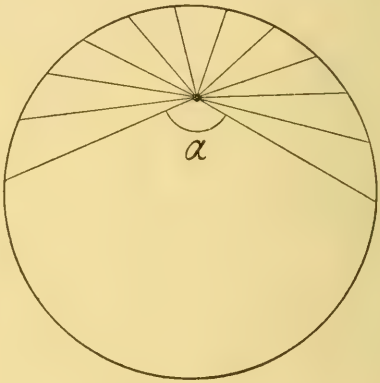
Wenn dem aber so ist, so ist es klar, dass, da in diesem Stadium die Strahlenbündel, die von dem Centrosoma ausgehend in die Aequatorgegend ziehen, immer weniger auf die andere Zellhälfte herübergreifen, dadurch in jeder Zellhälfte nach dem Zellinneren hin ein von Polstrahlen verhältnissmässig freier Kegel

bleibt, dessen Scheitelwinkel nunmehr entsprechend der grösseren Divergenz der Strahlen grösser ist, und demgemäss der ganze Kegel ein grösseres Volumen hat, als im Anfang des Muttersternstadiums.

Ebenso wie vorhin, werden diese beiden Kegel von der Centralspindel, den beiden Zugfaserkegeln und ihre gemeinsame Basis von den Chromosomen eingenommen. Während aber früher



Schema 3.



Schema 4.

alle diese Theile auf einen engeren Raum, entsprechend der Anordnung der Polstrahlen gewissermaassen zusammengedrängt waren, und dadurch die Spindel zierlicher und schlanker erschien, die Chromosomen verhältnissmässig mehr nach dem Zellinneren zu gedrängt waren, ändert sich das Bild infolge des grösseren Divergenzwinkels der Polstrahlen (*a* in Schema 3 u. 4).

Die ganze Spindel wird breiter. Vor allem giebt sich dies an der Chromosomenfigur kund, die Chromosomen breiten sich bequem und behaglich in der Aequatorialebene aus, und demgemäss bilden auch die Zugfasern mehr auseinandergespreizte Fächer (vgl. Fig. 9, 24 der Ascaris-Arbeit, sowie hier Fig. 10).

Durch die Ausbildung dieses verhältnissmässig „radienfreien Doppelkegels“ sind auch viel günstigere Verhältnisse für die demnächst eintretende Metakinese der Chromosomen geschaffen worden, dieselben werden bequem ihre Bewegung in dem überwiegend von Zellsaft ausgefüllten Raume vollziehen können.

Da diese Umlagerung der Strahlen, durch welche die Kreuzung aufgehoben wird, ganz allmählich erfolgt, so ändert auch die ganze

Spindel dementsprechend erst allmählich ihre Gestalt in der angegebenen Weise, und man sieht deswegen zwischen dem frühen Muttersternstadium (mit schlanker Spindel) (Fig. 8, 9, 13, sowie Ascaris-Arbeit Fig. 10, 25) und dem späteren Muttersternstadium (mit breiter Spindel) (Fig. 9, 24 der Ascaris-Arbeit, sowie hier Fig. 10) alle möglichen Uebergänge.

Wenn man nun die Gestalt der ganzen Zelle während der Prophasen und während der frühen Muttersternstadien mit der Gestalt derselben während des späten Muttersternstadiums vergleicht, so lässt es sich erkennen, dass in der Regel erst gegen Ende des Muttersternstadiums, wenn die Kreuzung der Polstrahlen bedeutend reducirt ist, eine typische runde Form der Zelle erreicht wird, während vorhin die Zelle, die ja von Anfang an von der Umgebung unbehindert die völlig runde Form annehmen könnte, in der Richtung der Spindelachse etwas gedehnt erscheint, also von den Seiten gewissermaassen etwas abgeplattet ist (Fig. 7, 8, 25 der Ascaris-Arbeit, sowie hier Fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8, 13). Ich glaube, dass diese Gestalt dem Zug der zu beiden Seiten der Centralspindel angebrachten, ihr Gebiet sich streitig machenden Polstrahlen entspricht, die eine Zeitlang eine vollständige Abrundung des Zellkörpers verhindern.

Wir sehen also, dass während des Stadiums des Muttersterns unaufhörlich Bewegungen innerhalb des Mitoms der Zelle stattfinden, die eine möglichst minutiöse und subtile gleichmässige Vertheilung der protoplasmatischen Theile auf die beiden zukünftigen Tochterzellen bezwecken.

Ich betone diese Thatsache, um hervorzuheben, dass ich dem Muttersternstadium nicht diejenige Bedeutung zuschreiben kann, welche einige Autoren ihm beizumessen geneigt sind.

Es ist nämlich von vielen Autoren hervorgehoben worden, dass das Muttersternstadium unter den karyokinetischen Figuren am häufigsten zur Beobachtung kommt, dass es demnach am längsten dauern muss. Dies ist Thatsache; man hat aber daraus den Schluss gezogen, dass mit dem Monasterstadium „ein Ruhestadium eintritt, auf dem das Spiel der Kräfte für einige Zeit als völlig ausgeglichen zu betrachten sei", „ein Zustand der Stabilität" „eine relative Ruhelage der Theile". „Die Aequatorialplatte bezeichnet einen Ruhezustand, ja vielleicht den Ruhezustand par excellence im Leben der Zelle."

Boveri sagt: „Es wird sich fragen, ob wir dieses Stadium überhaupt noch eine „Phase" nennen dürfen, nachdem Flemming diesen Begriff neuerdings mit Recht dahin präcisirt hat, dass „das Wesen einer Phase ist, dass sie keine scharfe Grenze hat". Denn das Stadium der Aequatorialplatte hat scharfe Grenzen. Es beginnt in einem bestimmten Moment und hört in einem ebenso bestimmten auf."

Was zunächst die vermeintliche Ruhe und Pause in den Bewegungen der Zelle auf diesem Stadium betrifft, so gilt dies — aber auch nicht zu scharf genommen — lediglich von der Chromosomenfigur sammt der Spindel (Zugfasern, Centralspindel). Dagegen finden in der Polstrahlung während dieses Stadiums gerade lebhafte Umlagerungen und Bewegungen statt, welche den Zweck haben, die gleiche Vertheilung sämmtlicher Mitomfäden auf die beiden Zellhälften herbeizuführen.

Gerade dadurch, dass während des Muttersternstadiums die in den Prophasen begonnene Umlagerung der Strahlen sich weiter vollzieht, (was sogar auch auf die Gestalt der Spindel und der chromatischen Figur, sowie auf das Aussehen der ganzen Zelle, wie oben erörtert, von Einfluss ist,) ferner dadurch, dass diese Zurückziehung der Strahlen auf die zugehörige Zellhälfte, da sie individuell verschieden schnell erfolgt, bisweilen noch in die Metaphasen reicht, bisweilen aber schon im Muttersternstadium abgeschlossen sein kann, lässt es sich, wenn wir nicht lediglich die Spindelfigur selbst, sondern die ganze Zelle berücksichtigen, feststellen, dass das Muttersternstadium eine Phase der Mitose darstellt, welche keine scharfen Grenzen hat.

Was aber den Umstand anbetrifft, dass das Muttersternstadium die am längsten dauernde Phase der Mitose ist und daher am häufigsten zu finden ist, so ist dies nicht dem Umstand zuzuschreiben, dass die Zelle auf dem erlangten Gleichgewichtsstadium der Kräfte längere Zeit verweilt, sondern dies erklärt sich, glaube ich, gerade aus dem Umstand, dass hier nur langsam ausführbare Bewegungen des Zellenmitoms vor sich gehen, welche den wichtigen Vorgang der Zellleibstheilung vorzubereiten bestimmt sind.

Es kam mir nun darauf an, zu erfahren, auf welchem Wege die Anfangs so mächtig auf die andere Seite herübergreifenden Strahlen diese Verlagerung gegen den aequatorialen Bezirk er-

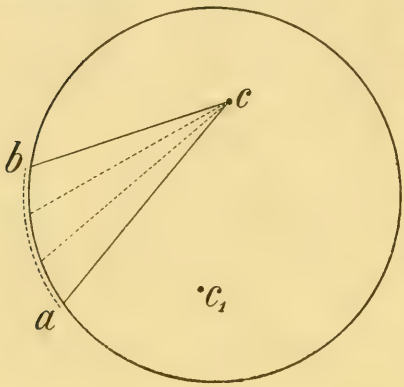
fahren. Deswegen habe ich mit besonderer Aufmerksamkeit die einzelnen Strahlen während all dieser Uebergangsstadien studirt und stets wahrgenommen, dass die einzelnen Fibrillen dieses Theils der Strahlung sich ganz regelmässig bis an die Zelloberfläche verfolgen liessen und niemals etwa frei im Inneren des Zellleibes aufhörten. Die Feststellung dieser Thatsache lässt die Möglichkeit ausschliessen, die übrigens von vorne herein wenig wahrscheinlich erscheint, dass nämlich etwa die Mitomfäden, welche an der Zellperipherie jenseits des Aequators inserirt waren, sich dort plötzlich von der protoplasmatischen Grenzschicht loslösen und dann durch Contraction sich mitten durch den Zellleib nach ihrem Bestimmungsort begeben sollten.

Dadurch wäre nämlich jede gesetzmässige Bewegung aller dieser Strahlen ausgeschlossen, und es wäre nicht einzusehen, wie die Fasern im Aequator angelangt plötzlich innehalten und nicht weiterhin bis zum Maximum, das noch keineswegs erreicht ist, sich contrahiren sollten.

Der Weg vielmehr, den die Strahlen durchmachen, ist zugleich derjenige, welcher als der einzig denkbare mit Hinsicht auf die innere Mechanik erscheint. Wenn man nämlich alle die Uebergangsstadien berücksichtigt und zugleich die oben besprochene Thatsache bedenkt, dass man in allen Stadien die Strahlen stets an der Oberfläche sich inseriren sieht, so ergiebt sich nur die einzige Möglichkeit, dass die Strahlen allmählich ihren Insertionspunkt an der Zelloberfläche verlegen, dass sie also mit ihrem peripheren Ende an der Zelloberfläche entlang gleiten. Jeder einzelne Strahl würde also diejenige Strecke zurücklegen, welche in dem beigefügten Schema 5 gezeichnet ist, in welchem *c* das Centrosoma, *ca* den anfänglichen Verlauf eines solchen Strahls, *cb* seine spätere Lage und die durch die punktirte Linie bezeichnete Strecke *ab* den Weg bezeichnet, den das periphere Strahlenende zurückgelegt hat. Denke man sich jeden einzelnen Punkt dieser Strecke durch Radien mit dem Centrosoma verbunden, so wird man alle die Zwischenstufen der Lage des Strahls während seiner Verschiebung haben.

Ich habe im Vorhergehenden die Verhältnisse so geschildert, wie sie am häufigsten im mikroskopischen Bilde uns entgegentreten. Es verdient aber nachdrücklichst hervorgehoben zu werden, dass individuelle Variationen hier sehr

häufig und in sehr breiten Grenzen vorkommen. Es braucht demnach die Kreuzung der Strahlen sich noch keineswegs zurückgebildet zu haben, sie kann noch in voller Blüthe wahrzunehmen sein, trotzdem aber die Mitose innerhalb der Spindel selbst viel weiter vorgeschritten sein, nämlich es kann bereits (durch Verkürzung der Zugfasernkegel) die Metakinese der Chromosomen in vollem Gange sein (Fig. 11, 12, sowie Ascaris-Arbeit Fig. 11).



Schema 5.

Diese Variabilität in der Aufeinanderfolge der Processe ändert an dem Wesen des Vorganges nichts — es werden sich in diesem Falle die beiden Processe, die Metakinese der Chromosomen und die Verschiebung der sich kreuzenden Strahlen, neben einander abspielen und werden selbstverständlich in keiner Weise mit einander collidiren.

Mit einem Wort: es werden einmal früher, ein andermal später die Strahlen das Endstadium, zu dem wir oben gelangt sind, erreichen und demnach auch verschieden schnell diejenigen Veränderungen durchzumachen beginnen, zu deren Besprechung wir nunmehr übergehen werden. Es mag nur noch hervorgehoben werden, dass nach der völligen Rückbildung der Strahlendurchkreuzung diejenigen Strahlen, welche in die Aequatorialgegend ziehen, meist zu mächtigeren Bündeln vereinigt erscheinen; im mikroskopischen Bilde sieht man in vielen Fällen von dem Centrosoma zu beiden Seiten mächtigere Strahlenbüschel nach der Aequatorialgegend ziehen (Fig. 11, 13, 15, 16, sowie Ascaris-Arbeit Fig. 12, 13, 14, 22). Ein Theil der Strahlung, welcher früher mehr gleichmässig vertheilt auf die andere Zellhälfte hinübergriff, hat sich nunmehr auf einen kleineren Bezirk zusammenschieben müssen, wodurch die interfilaren Räume kleiner geworden sind.

Dadurch nun, dass sich diejenigen Strahlen, welche vorhin auf die gegenüberliegende Zellhälfte hinübergriffen, auf den aequtorialen Bezirk zurückgezogen haben, wird es ermöglicht,

dass allmählich sämmtliche Polstrahlen sich so gruppiren, dass sie nur die ihnen zugehörige Zellhälfte einnehmen. Während dessen sieht man aber den Verlauf der Strahlen, welche vom Centrosoma in unmittelbarer Umgebung der Spindel abgehen und in die Aequatorialgegend ziehen, sich allmählich ändern. Die Strahlen gehen nicht mehr an die Zellperipherie im aequatorialen Bezirk, sondern man sieht die der Spindel zunächst gelegenen Strahlen sich in den letzthin von Strahlen mehr freien Raum zwischen der Zellperipherie und der Spindel vorschieben, wo sie bis zur Aequatorialebene ziehen und da plötzlich in einer körnig aussehenden Protoplasmaschicht aufhören.

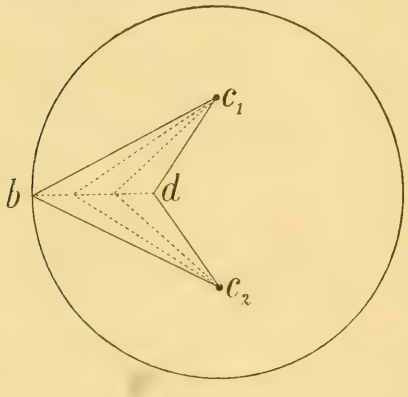
Dadurch gewinnt dieser Theil ein ganz anderes Aussehen, als vorhin, er erscheint körnig und liefert ein typisches Bild dessen, was gewöhnlich von den Autoren als Zellplatte bezeichnet wird[1]), und zwar, da hier eine Differenzirung innerhalb der Centralspindel, eine plaque fusoriale, in diesem Stadium noch nicht zu sehen ist, so hätten wir lediglich zu beiden Seiten der Centralspindel eine typische plaque cytoplasmique, plaque complétive (Carnoy), lame de fractionnement (van Bambeke).

Und wenn man diesen Abschnitt bezüglich seiner Structur näher prüft und mit den anderen Theilen des Zellleibes genauer vergleicht, so wird man sofort gewahr, dass diese körnige Platte, welche gewissermaassen einen neutralen Bezirk darstellt, in dem die Strahlen von beiden Seiten zusammentreffen, dasselbe Strukturbild bietet, wie die Grenzschicht des Zellleibes, in welcher wir vorhin die gesammte Polstrahlung enden sahen. Diese Structur-

---

1) Bei van Beneden und Neyt, Boveri, ferner Herla findet sich eine Beschreibung der Zellplatte am befruchteten Ascaris-Ei. — Bei Boveri lesen wir: „Diejenigen Fädchen, welche die Spindelfasern rings umgeben, dringen grösstentheils bis in die Aequatorialebene, d. h. jene Ebene des Eies, welche durch die Chromatinplatte bestimmt ist, vor und ihre Enden erzeugen hier mit denen der von der anderen Seite herkommenden Fibrillen eine bei seitlicher Ansicht des Eies verschwommene körnige Linie, die als erste Anlage der „Zellplatte“ zu betrachten ist.“ Boveri betont, dass die Bildung einer Zellplatte der ringförmigen Einschnürung der Zelloberfläche stets vorangeht. Die der Bildung der Zellplatte vorangehenden Stadien mit der charakteristischen Durchkreuzung der Strahlen wurden von sämmtlichen Autoren übersehen, was sich leicht daraus erklärt, dass sie die Ascaris-Eier in toto untersucht haben.

ähnlichkeit der beiden Theile scheint mir aber auch in causalem Zusammenhange zu stehen. Wenn ich wiederum die verschiedenen Uebergangsbilder betrachte, so scheint mir die Erklärung des Zustandekommens dieser körnigen Platte und der Endigung der Strahlen in derselben nur auf einem Weg[1]) möglich. Ich glaube, dass jeder Strahl den Weg zurücklegt, wie der Strahl c_1 b im Schema 6, der, um in die Lage c_1 d zu gelangen, mit seinem Ende b die Strecke bd zurücklegen musste. Dabei ist es wiederum undenkbar, dass jeder Strahl sich bei diesem Process mit seinem peripheren Ende von der Zelloberfläche loslöse und nun als „freier" Strahl in die definitive Lage hinüberrücke, sondern ich glaube, dass die beiderseitigen Strahlen, also der Strahl c_1 b und c_2 b, welche anfänglich in demselben Punkte des Aequatorialringes sich inserirten, sich verkürzend die Lage c_1 d — d c_2 einnehmen und dabei Theile der Grenzschicht selbst mit sich ziehen werden[2]).



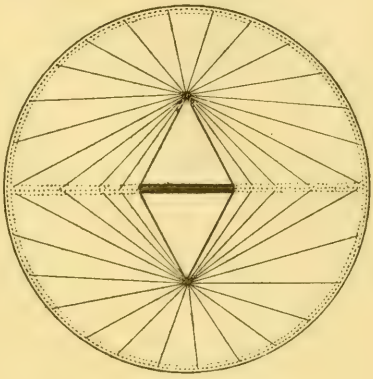
Schema 6.

1) Boveri sagt: „Wie und aus welcher Substanz des Zellkörpers die Platte gebildet wird, darüber konnte ich zu keinem sicheren Resultat gelangen." „Immerhin glaube ich es als wahrscheinlich bezeichnen zu dürfen, dass sich die Platte aus dem protoplasmatischen Fadenwerk differenzirt, um so mehr als dieselbe in ihrer definitiven Form nichts anderes ist als ein Stück Zellmembran, welche Bildung man ja mit Grund als eine verdichtete Rindenschicht des Zellreticulums betrachtet."

2) Für die Feststellung dieser Thatsache dürfte ein besonders günstiges Objekt Zellen abgeben, deren Oberfläche pigmentirt ist, während das Zellinnere frei von Pigment ist. Die daselbst sich abspielenden Vorgänge bestätigen, soweit ich bisher sehe, diese Annahme vollkommen. In der Fig. 2 der Arbeit van Bambeke's (1896) sieht man in der That bei der ersten Furchungstheilung des Eies vom Frosch an dem animalen Pol die Trennungsfurche kaum erst oberflächlich angedeutet; weiter nach dem Zellinneren zu entspricht der „Zellplatte" in dieser Hälfte eine schwarze Pigmentstrasse, die lediglich von dem an der Zelloberfläche angebrachten Pigment abgeleitet werden kann. Ich habe selber ähnliche Bilder gesehen und ich lasse diesen Punkt in meinem Laboratorium weiter untersuchen.

Dadurch, dass rings herum ganze Bündel von Strahlen in derselben Weise kleine Verschiebungen der protoplasmatischen Grenzschicht veranlassen, kommt es allmählich in der ganzen Aequatorialebene (mit Ausnahme des von der Centralspindel eingenommenen Theils) zur Bildung einer, anfänglich noch den beiden Zellen zugehörigen Grenzschicht (Schema 7), die dann bestimmt ist, durch Spaltung die Zelloberfläche der beiden zukünftigen Tochterzellen zu vervollständigen.

Mit diesem Stadium ist durch die oben besprochenen Vorgänge eine bis ins kleinste Detail gehende minutiös gleichmässige Vertheilung sämmtlicher achromatischen Theile (von den chromatischen nicht zu reden) eingetreten; die eigentliche „innere" Zelltheilung ist vollendet, die folgende Durchschnürung der beiden Tochterzellen ist ein Vorgang, welcher nur die beiden Tochterhälften frei macht, dieselben sich trennen und selbständig werden lässt.

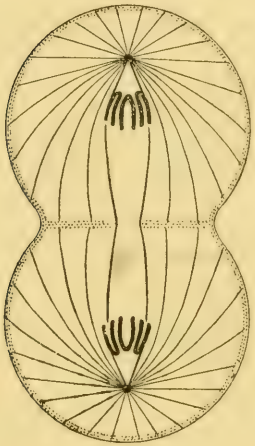


Schema 7.

Die bis dahin sich abspielenden Vorgänge erklären es, warum die Zellplatte stets die Verbindungslinie der beiden Centrosomen senkrecht halbirt und warum auch die Theilungsfurche stets in dieser Ebene einschneiden muss. Diese Thatsachen erklären sich aus der symmetrischen Vertheilung sämmtlicher Mitomfäden, und es braucht zur Erklärung derselben kein besonderer Einfluss der Centrosomen in Anspruch genommen zu werden.

Der Durchschnürungsprocess selbst stellt sich als die natürliche Folge der bereits vorhin eingetretenen „inneren" Theilung dar und wird, glaube ich, sofort eintreten, sobald die Zellplatte, die unter dem Einfluss der beiderseitigen Strahlensysteme steht, sich soweit differenzirt hat, dass ihre Spaltung eintreten kann. Wenn nämlich in der Zelle jetzt um die beiden Centrosomen zwei selbstständige Systeme von organischen Radien gegeben sind, welche nach der gleichen Länge streben, also den von ihnen beherrschten Zellbezirk abzurunden bemüht sind, so wird

zunächst eine Modification desjenigen Zellabschnitts angestrebt, welcher der Abrundung das hauptsächliche Hinderniss in den Weg stellt, es wird also innerhalb des Mitoms die Tendenz vorherrschen, die äquatoriale Abplattung aufzuheben und die äquatoriale Plasmaschicht, welche bereits in ihrem Bau der Grenzschicht der Zelle entspricht, in eine wirkliche Zelloberfläche zu verwandeln. Ich glaube, dass als actives Moment lediglich die Contraction der gegen die granulirte Aequatorialplattenschicht ziehenden Strahlen in Anspruch genommen zu werden braucht. Das Contractionsbestreben dieser Strahlen ist ganz natürlich in Anbetracht der Thatsache, dass gerade die gegen die Peripherie des Aequatorialbezirks ziehenden Strahlen im Zustande der grössten Dehnung sich befinden; lediglich eine Durchtrennung des neutralen Bezirks kann diese Dehnung aufheben, und dem Dehnungsgrade der Strahlung entsprechend wird sich zunächst gerade derjenige Theil, der an die Zelloberfläche angrenzt, zunächst durchtrennen, was eine Einschnürung des Zellleibes nothwendiger Weise zur Folge haben muss (Schema 8). Wenn diese Durchtrennung und die Einschnürung für die ersten peripheren Strahlen erfolgt ist, so werden die folgenden nach dem Zellinneren gelegenen Strahlen die relativ am meisten gedehnten sein und das Fortschreiten desselben Processes nach Innen zu veranlassen, und dies wird sich so oft wiederholen, bis sämmtliche nach dem Aequator hinziehende Strahlen sich definitiv auf die ihnen zugehörige Tochterzelle zurückgezogen haben. Dadurch wird eine Trennung der beiden Tochterzellen bewerkstelligt bis auf eine Verbindungsbrücke, welche durch die in die Länge gezogene und verschmälerte Centralspindel gebildet wird.



Schema 8.

Es ist bezüglich der Einschnürung des Zellleibes für andere Zellen sowohl als auch für Ascaris megalocephala öfters hervorgehoben und mit besonderem Nachdruck betont worden, dass die Einschnürung des Zellleibes nicht gleichmässig schnell im ganzen Umfange der Zelle erfolgt, sondern dass an einer Seite

eine tiefe Furche bereits ins Innere des Zellleibes einschneiden kann, während an der anderen noch keine Spur davon sichtbar zu sein braucht. Ich glaube diesem Umstande keine besondere tiefere Bedeutung zuschreiben zu müssen und glaube ihn mir aus der Thatsache erklären zu können, dass die Vorbedingung für die Einschnürung (die Umlagerung der Strahlen im Aequator, die Aufhebung ihrer Kreuzung, sodann Verschiebung nach dem Zellinneren, Bildung der granulirten Aequatorialplatte etc.) an der einen Seite früher erfolgen kann, als an der anderen; — an dem Wesen des Processes ändert dies nichts[1]).

Für das Zustandekommen der Abschnürung der beiden Tochterzellen ist ein sehr förderndes Moment darin gegeben, dass während der Metakinese, wie aus zahlreichen Arbeiten hinlänglich bekannt ist, auch noch eine Entfernung der beiden Pole selbst eintritt. Diese Entfernung der Pole erhöht den Dehnungsgrad der von ihnen nach der Aequatorialgegend ziehenden Strahlen, erhöht aber dadurch zugleich die Leistungsfähigkeit dieser Strahlen und erleichtert somit bei der eintretenden Contraction derselben die Einschnürung des Zellleibes.

Die für diese Stadien angegebene Dehnung der ganzen Spindel in ihrer Längsachse, sowie die Verlängerung der ganzen Zelle in derselben Achse sind Facta, welche mit den beschriebenen Aenderungen in dem Polstrahlensystem im besten Einklang stehen und durch dieselben sich auch erklären lassen.

---

1) Boveri schreibt über Ascaris: „Das Erscheinen der Einschnürung, deren Antheil an der Zerlegung des Zellkörpers im Vergleich zu dem der Zellplatte sehr zurücktritt, ist nach meinen Präparaten zeitlich sehr variabel. In seltenen Fällen ist dieselbe schon auf dem Stadium der Aequatorialplatte vorhanden, in anderen Eiern dagegen lässt sich noch zu einer Zeit, wo die beiden Tochterplatten bereits beträchtlich von einander entfernt sind, keine Andeutung derselben erkennen. Es scheint die Regel zu sein, dass die Einschnürung zunächst einseitig auftritt; fällt die Spindelachse nicht in einen Durchmesser des Eis, so zeigt sich die Einbuchtung zuerst an jenem Theil der Oberfläche, welcher (in der Aequatorialebene) der Spindelachse am nächsten steht. Die Ebene, welche den Grund der im optischen Schnitt meist ziemlich scharf winklig einspringenden Furche enthält, fällt stets genau mit der Aequatorialebene der Spindel zusammen, der Scheitel des Winkels findet sich also ringsum an jener Stelle, wo die Zellplatte die Oberfläche berührt." — Alle diese Facta erklären sich aus den oben beschriebenen Thatsachen.

Die Veränderungen, welche in der vom äquatorialen Theil der Centralspindel eingenommenen Verbindungsbrücke erfolgen, sind bei befruchteten Eiern und Furchungszellen von Ascaris megalocephala weniger typisch, als für manche andere Zellen beschrieben wurde (und wie weiter unten für Physa fontinalis beschrieben werden soll). Immerhin kann man auch hier in dem von der Einschnürungsfurche eingefassten Theil der Centralspindel eine äquatoriale Differenzirung in Gestalt von leichten Verdickungen der Centralspindelfasern (plaque fusoriale) wahrnehmen; — bei der nun noch weiter erfolgenden Einschnürung des Zellleibes, für welche ich die Spannungsverhältnisse innerhalb der Zelle selbst und Nachlassen der Spannung innerhalb der Centralspindel glaube verantwortlich machen zu müssen, wird dieser Theil dicht zusammengedrängt und es kommt dadurch ein Gebilde zu stande, welches dem Zwischenkörper anderer Zellen entspricht, wenn auch der Bau desselben weniger compact und einheitlich erscheint, als in anderen Zellen[1]).

Diese äquatoriale Differenzirung glaube ich als eine Vorbereitung, Erleichterung der äquatorialen Halbirung und Durchtrennung der Centralspindel ansehen zu dürfen. Meist geht wohl diese Verbindungsbrücke (Zwischenkörper) bald verloren, wenigstens sieht man sie in weiteren Stadien nicht. Bisweilen, wenn sie sich etwas länger erhält, sieht man die beiden Tochterzellen sehr schön gegen einander um den Zwischenkörper die Drehung vollziehen, welche ein typisches Bild der M. Heidenhain'schen Telokinese liefert[2]) (Fig. 18 u. 19).

1) Van Beneden, Boveri und Neyet schildern bereits dieses Verhalten der Centralspindelfasern (ihrer Verbindungsfasern) auf Grund ihrer in toto untersuchten Präparate.

2) Van Beneden erklärt die seitliche Verschiebung des Centralspindelrestes daraus, dass die Theilungsfurche an der einen Seite früher einschneidet und dadurch schneller gegen das Zellinnere vordringt, als an der anderen Seite: „les axes des cônes de réunion résultant de la transformation de la bande fibrillaire ne se trouvent pas dans une même direction; ils forment ensemble un angle ouvert du côté où le bourrelet équatorial est le plus étroit, c'est à dire du côté où le sillon apparaît en premier lieu." Wie ich in einer früheren Arbeit bereits geschildert habe, erscheint zwischen den beiden ersten Furchungszellen sowohl als auch zwischen den späteren bald nach erfolgter Durchschnürung ein kleiner charakteristischer Hohlraum (lentille équatoriale von van Beneden und Herla, Fig. 1, 3, 11, 13). Auch durch

2. Physa fontinalis [1]).

Dieselben Vorgänge, welche ich bei Ascaris verfolgen konnte, suchte ich nun sofort auch bei Physa fontinalis zu prüfen, da ich mir von der Untersuchung dieses Materials, an dem die sämmtliche inneren Zellvorgänge begleitende Strahlung mit so unendlicher Deutlichkeit hervortritt, werthvolle Aufschlüsse versprechen musste. Hierbei waren zunächst die analogen Entwickelungsphasen wie bei Ascaris zu prüfen, also: die Mitose in dem befruchteten Ei, sodann die Mitose in den Furchungszellen. Ausserdem boten aber lehrreiche Ergebnisse auch die Vorgänge bei der Ausstossung der Richtungskörper, sowie auch an der Spermastrahlung, welche bekanntlich während ihrer Wanderung gegen ihren Bestimmungsort (den Eikern) eine sehr frühe Zweitheilung erfährt und bereits sehr schnell eine mächtige Entwicklung zeigt. Die hierbei wahrgenommenen Thatsachen lassen sich dahin zusammenfassen, dass überall da, wo ein monocentrisches Strahlensystem in ein dicentrisches System übergeht, zu beiden Seiten der zwischen den Centrosomen sich ausbildenden Centralspindel stets eine mächtige Durchkreuzung der Strahlen zu sehen ist, und dass diese Durchkreuzung sich dann erst in analoger Weise wie bei Ascaris rückbildet und ausgleicht.

Was die Vorgänge im befruchteten Ei und in den Furchungszellen betrifft, so glaube ich hier vor allem auf die beigefügten Figuren (Fig. 20—36) verweisen zu dürfen, da die genaueren Vorgänge hier in allen wesentlichen Punkten sich an die Verhältnisse bei Ascaris anlehnen.

Die Prophasen der Mitose werden für die erste Embryonalzelle, was die achromatische Figur betrifft, durch die an der Spermastrahlung sich abspielenden Processe dargestellt. Wie in der Physa-Arbeit hervorgehoben, theilt sich die Spermastrahlung

diese allmählich anwachsende Höhle wird der Zwischenkörper sammt den daran haftenden Theilen der beiden Centralspindelhälften zur Seite verschoben.

1) Im Folgenden will ich mich sowohl auf die dieser Arbeit beigefügten Zeichnungen berufen, als auch auf die Figuren, welche in der gemeinsam mit A. Wierzejski veröffentlichten Arbeit (Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 47) enthalten sind, die ich kurz Physa-Arbeit bezeichnen will.

hier sehr früh und wandert, wenn auch nicht immer, so doch meist, als dicentrisches Strahlensystem gegen den Eikern hin, indem dabei die Strahlung auf Kosten des Protoplasmaleibs der Eizelle an Umfang und Intensität zunimmt.

Sobald nur die beiden Centrosomen auf eine bedeutendere Strecke sich von einander entfernt haben und die Centralspindel zwischen ihnen deutlich geworden ist, gewahrt man in der um die beiden Centra angeordneten Polstrahlung zu beiden Seiten der Centralspindel (auf Durchschnitten, in Wirklichkeit also in ihrem ganzen Umkreis) eine äussert ausgegrägte, sofort in die Augen fallende Durchschneidung und Durchkreuzung der Strahlen, die mit dem Anwachsen der Strahlung sich immer mehr verdeutlicht und an Umfang gewinnt (Fig. 21, 22). Diese Durchkreuzung erhält sich auch nach Annäherung der Geschlechtskerne sehr deutlich bis zu dem Stadium, wo die beiden Centrosomen ihre definitive Lage symmetrisch zu beiden Seiten in der Copulationsebene eingenommen haben. Dann tritt, wie aus der Physa-Arbeit, auf die hier bezüglich des Genauern verwiesen werden mag, bekannt ist, ein Stadium ein, wo die Kerne eine längere Vorbereitungsphase durchmachen, und die Strahlung, deren Thätigkeit während dessen völlig aufhört, ganz undeutlich wird.

Sobald aber die Kerne ihr Vorbereitungsstadium durchgemacht haben, tritt die Strahlung wiederum mit Mächtigkeit hervor, um die weiteren Stadien der Mitose durchzuführen, und sie weist dann ganz dieselben Verhältnisse auf, wie vorhin, also auch, worauf es hier vor allem ankommt, dieselbe mächtige Durckkreuzung der Pohlstrahlen (Fig. 25 u. 26), worauf sie dann die charakteristischen Veränderungen durchmacht. Einige nebensächliche Differenzen in den darauffolgenden Stadien haben ihre Ursache in den specifischen Verhältnissen der Deutoplasmamassen, also in dem besoderen Typus des Eies der Physe, welches gegen Ende des Befruchtungsvorgangs selbst den Typus eines Eies mit ungleichmässig verteiltem Dotter aufweist (vergl. Genaueres in der Physa-Arbeit).

Dadurch gestaltet sich der Verlauf der Strahlen gegen den animalen Pol, also in der vorwiegend protoplasmatischen Zellhälfte viel regelmässiger, typischer, als am vegetativen Pol, wo die in colossaler Menge angesammelten Deutoplasmamassen den Verlauf der Strahlen modificiren. Dadurch ist auch die cha-

rakteristische Kreuzung der Strahlen nach dem animalen Pol zu viel auffallender und charakteristischer, jedoch ist sie auch nach dem vegetativen Pol zu ganz deutlich wahrnehmbar. Es ist auch ganz natürlich, dass späterhin die Verschiebungen der Strahlen an der animalen Zellhälfte viel leichter von statten gehen, als an der vegetativen (Fig. 27, 28, 29)[1]), weshalb dort auch die Kreuzung der Strahlen schon ganz ausgeglichen sein kann, während sie in der vegetativen Zellhälfte noch in weitem Umfange wahrzunehmen ist. Als eine natürliche Folge dieser Thatsache erscheint wiederum der Umstand, dass die Einschnürung der Zelle am animalen Pol viel früher beginnt (Fig. 28, 29) und die völlige Durchschnürung viel schneller erfolgt, als am vegetativen.

Dasselbe Bild der Strahlendurchkreuzung und ihrer allmählichen Umlagerung habe ich auch stets bei den Furchungszellen vom Anbeginn der Mitose durch alle Phasen bis zur Einschnürung des Zellleibes gefunden. Die Verhältnisse sind ebenso typisch wahrnehmbar bei den ersten Furchungszellen von bedeutenden Dimensionen (Fig. 30—33), als auch bei den späteren kleineren Generationen (Fig. 34—36). Bei den ersten paar Generationen der grossen Furchungszellen muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Tochterzellen nach Ablauf der Mitose und auch in entsprechenden Stadien der nachfolgenden Mitose nicht ebenso frei und unbeschränkt, wie bei Ascaris sich abrunden können, da bekanntlich das Ei der Physe von einer Gallerthülle von colossalen Dimensionen (im Verhältnis zur Grösse des Eies) umgeben ist, die dem Ei dicht anliegend die freie Formveränderung seiner Theilprodukte beschränkt (Fig. 31, 32, 33).

Es kann hier also ebenso, wie bei vielen anderen Zellen derart, nach der durch Umlagerung der Strahlen vollzogenen „inneren Theilung“ der Zelle für die definitive Sonderung der Theilprodukte nicht dasjenige Moment in Anspruch genommen werden, das wir sonst zur Geltung kommen sehen, nämlich die

1) Die Fig. 29 stellt die erste Furchungsspindel im Dyasterstadium dar. Oben sind 2 Richtungskörper zu sehen. In dem zweiten Richtungskörper sieht man ausser der ihm angehörigen bröckligen Chromatinmasse noch einen grossen Chromatinkörper, der mit einer langen, sich intensiv färbenden, in der das Ei umhüllenden Gallerthülle eingeschlossenen Geissel in Verbindung steht. Es ist dies ein Samenkörper, welcher den zweiten Richtungskörper befruchtet hat. Ein Curiosum, welches sicherlich die Degeneration der beiden Gebilde zur Folge hat.

Wirkung der nach der gleichen Länge strebenden organischen Radien der Zelle, vielmehr kommt hier für die Sonderung der beiden Tochterzellen vor allem die Differenzirung innerhalb der Zellplatte in Betracht, die unter dem Einfluss der in ihr endenden beiderseitigen Strahlensysteme eine structurelle Modification, eine förmliche innere Spaltung erfährt und aus den beiden Spalthälften die Grenzschicht der beiden Tochterzellen hervorgehen lässt. Dieser Vorgang erinnert lebhaft, ist geradezu ein förmliches Analogon zur Bildung der Zellplatte bei den Pflanzenzellen, aus welcher durch Umwandlung und Spaltung an der Berührungsfläche der fehlende Theil der Zellmembran der beiden Tochterzellen entsteht.

Bei der Physe gewahrt man sowohl in der Richtungsspindel als auch bei der Mitose im befruchteten Ei und ebenso in den Furchungszellen, in dem äquatorialen Theil der hier ausserordentlich deutlichen Centralspindel schon sehr früh, wenn dieselbe nur durch Metakinese der Chromosonen frei und sichtbar geworden ist, eine äquatoriale Differenzirung in Form von länglicher Anschwellung, Verdickung jeder einzelnen Faser, auf welche bereits in der Physa-Arbeit aufmerksam gemacht worden ist (vergl. daselbst Fig. 7, 17, 8, 9, 10, 24, 26, 27, 28, 33b, 35, 36, 37). Diese äquatoriale Differenzirung (vergl. hier Fig. 27, 28, 29, 35, 36) wird immer deutlicher mit der fortschreitenden äquatorialen Durchtrennung des Zellleibes, und wenn letztere so weit vorgeschritten ist, dass die Centralspindel von der sich, wie man gewöhnlich sagt, einstülpenden Protoplasmaschicht eingeklemmt zu werden scheint, sieht man den äquatorialen Centralspindeltheil sich Farbstoffen gegenüber auch anders verhalten, indem er dieselben sehr intensiv festhält. Es entsteht dadurch ein äusserst charakteristischer Zwischenkörper (Fig. 37, 38, 39—42), der bei etwas intensiverer Färbung ein einheitliches Aussehen darbietet, obwohl stets seine Zusammensetzung aus einzelnen, nur verdickten Fibrillen sich darthun lässt, welch letzterer Umstand auch darin seinen Ausdruck findet, dass selbst bei noch so intensiv gefärbtem Zwischenkörper die an ihm haftenden Ueberreste der Centralspindelhälften sich mitfärbend ihm ein zackiges Aussehen geben (Fig. 39). Der intensiv sich ausbildende Zwischenkörper ist für die Mollusken sehr charakteristisch, er wurde bei den Spermatogonien und Spermatocyten öfters bereits (Platner, Zimmermann, Prenant, Bolles Lee) beschrieben.

Im Einzelnen stimmen die Bilder bei den Spermatocyten mit denen im befruchteten Ei und in den Furchungszellen aufs genaueste überein, wie ich auf Grund eigener Beobachtungen feststellen kann.

Durch diesen Zwischenkörper als Verbindungsbrücke bleiben längere Zeit hindurch die beiden Tochterzellen mit einander verbunden — da aber in den Telophasen die Zellen gegenseitige Verlagerungen erfahren, indem sie sich gegen die Spindelachse sehr bedeutend (bis zu 90°) drehen, so liegt der Zwischenkörper nicht im centralen Theil der äquatorialen Einschnürung, sondern er erscheint zur Seite verschoben (Fig. 37—41). Die beiden Tochterzellen erscheinen wie gegen einander umgeklappt (Fig. 39).

Für die ersten Furchungsstadien von Physa ist es nun, wie überhaupt, scheint es mir, für alle Mollusken, sehr charakteristisch, dass es zwischen den Furchungszellen zur Bildung einer ganz colossalen Zwischenhöhle[1]) kommt, die bis zu völliger Abplattung der Zellen führt, so dass dieselben auf dem Schnitt die Gestalt von schmalen Halbmonden, die einander mit ihren Hörnern genähert sind, annehmen. Die Abplattung gleicht sich erst vor Beginn der nächsten Mitose aus, während die Zwischenhöhle unterdessen verschwindet, wenn auch die Zellen wegen der grossen sie umschliessenden Gallerthülle nicht zur völlig runden Gestalt zurückkehren können, sondern sich einander in ihrer Gestalt anpassen müssen.

Oft habe ich den Zwischenkörper in zwei Theile gespalten gefunden. Ich glaube, dass für diese Trennung keine besonderen Momente in Anspruch genommen zu werden brauchen, sondern vor allem eine innere Differenzirung der Centralspindelfasern selbst. Derartige Bilder stellen die Fig. 40, 41 und 42 dar, aus denen noch zu ersehen ist, dass die Centralspindelfasern kein compactes Bündel darstellen, sondern dass von dem differenzirten äquatorialen Theile der Centralspindelfasern ein förmlicher Kreis, ein Ring gebildet wird. In Fig. 43 war der Schnitt so gefallen, dass die

1) Ueber diese Hohlräume bei Mollusken vgl. die neueste Arbeit Joh. Meisenheimer's: Entwickelungsgeschichte von Limax maximus. I. Theil: Furchung und Keimblätterbildung. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 62, Heft III, 1896, woselbst auch die physiologische Bedeutung dieser „Flüssigkeitsräume" mit genaueren literarischen Angaben erörtert ist (p. 447).

eine Zwischenkörperhälfte mit einem Ueberrest der Centralspindel von oben her gesehen wird. Derartige Bilder stellen in ausgeprägter Form dasjenige dar, was nach M. Heidenhain als „Zellnabel“ zu bezeichnen wäre.

Man sieht hier von dem körnigen Ringe ganz deutlich sich Centralspindelfasern in die Tiefe des Zellleibes begeben[1]).

Dieser zunächst einfache, dann eventuell doppelte, durch Spaltung entstandene Ring wird bei den Mollusken sicher durch die an einander gereihten länglichen Verdickungen der eingeschnürten Centralspindelfasern selbst gebildet, welche hier natürlich mit der eingestülpten Grenzschicht des Protoplasma in Berührung stehen. Das Innere dieses Ringes wird von Centralspindelfasern ausgefüllt, welche keine besonderen färberischen Eigenschaften aufweisen. Man kann hier niemals, wie es Heidenhain bei Leukocyten gesehen hat, nachweisen, dass nach Theilung des Zwischenkörpers — des Ringes — zwischen den beiden Theilstücken sich ein Strang auszieht, „welcher eine sehr bedeutende Länge erreichen kann“. Für die Entstehung dieser Ringe brauchen in unserem Falle keine „circulär an der Oberfläche verlaufende Mitomfäden, welche eine Art Schnürring bilden“, in Anspruch genommen zu werden.

Bezüglich der durch den Zwischenkörper erzeugten Ringe stimme ich in allen wesentlichen Punkten mit Prenant überein; auch er meint für die Samenzellen von Scolopendra: „le corps intermédiaire peut avoir la forme d'un anneau; il présente un nombre variable de grains.“

Sodann beschrieb auch Henneguy Umänderungen im Bereich der Centralspindelfasern (filaments connectifs), die bis ins kleinste mit unseren Beobachtungen an Physa fontinalis übereinstimmen, bezüglich des Verlaufs, der gesteigerten Färbbarkeit, auch der Zusammensetzung aus „un cercle de petits bâtonnets“,

1) Ein ganz ähnliches Bild, wie unsere Fig. 43 bildet auch Henneguy von den Furchungszellen der Forelle ab. Auch seine Auffassung dieses Gebildes stimmt mit der unsrigen völlig überein: „L'ombilic constitué par le fond du sillon se retrécit toujours d'avantage et finit par couper le faisceau. Au point de section, on voit souvent, sur la membrane de chacune des cellules, un point coloré qui représente la moitié du dernier vestige de la plaque fusoriale. En rapport avec ces points on trouve dans l'intérieur de la cellule quelques petits filaments très-courts, qui finissent par disparaître.“

„ces bâtonnets se continuent avec les filaments connectifs et n'en sont que des renflements".

Unser Objekt, wie wohl überhaupt alle Mitosen der Mollusken, eignet sich also in vorzüglicher Weise, ebenso wie die Objekte von Heidenhain, Prenant, Henneguy, Meves, Moore u. a. zur Feststellung der Lage der Centralspindelüberreste während der Telophasen. Das Verhalten des dem Centrosoma und dem Kern zugekehrten Theils der Centralspindelfasern lässt sich hier indessen nicht genauer verfolgen, vielmehr verlieren sich die Centralspindelfasern in einiger Entfernung von dem Zwischenkörper in das um die Kernblase sich ausbildende gewöhnliche protoplasmatische Netzwerk. Ich möchte aber doch annehmen, dass durch dieses Netzwerk das Verhalten vermittelt wird, welches Moore und Meves für ihre Objekte feststellen konnten. „In Fig. 64 sieht es ausserdem so aus, als ob von den im Zwischenkörperchen zusammengefassten Spindelfasern die peripheren in den von den Centralkörpern ausgehenden Strahlenschirm übergehen und auf diese Weise eine Verbindung zwischen Pol- und Zwischenkörperchen um den Kern herum herstellen". (Meves.)

Auf diese Weise würde also ein Theil der Centralspindelfasern einfach zu Polstrahlen. Dieses Verhalten scheint bei dem von Meves untersuchten Objekt auch noch auf eine andere Weise erreicht zu werden, denn auf einem der Bildung des Zwischenkörpers vorangehenden Stadium „beginnt die Theilung des Zellleibes damit, dass am Aequator zuerst einseitig (Flemming) eine Einschnürungsfurche eintritt. Dadurch werden die peripheren Spindelfasern halbirt; es sind dies augenscheinlich die Fasern, welche in Fig. 62 in jeder Tochterzelle sich in radiärer Richtung von der äquatorialen Seite des Kerns aus bis an die Zellperipherie erstrecken".

Ich habe bereits in der Physa-Arbeit darauf hingewiesen, wie schwer es ist, die Ausstossung der Richtungskörper mit Hilfe der für die normale Mitose giltigen Gesetze zu erklären. Ich habe hervorgehoben, dass wir uns vor der Hand darauf beschränken müssen, die Unterschiede, welche zwischen den Vorgängen bei der Ausstossung der Richtungskörper und denen bei der gewöhnlichen Mitose auftreten, genau festzustellen. Der hauptsächlichste Unterschied, welcher hier obwaltet, betrifft nun

gerade die Polstrahlung und gerade auf diesem Gebiete muss künftighin eine Erklärung der Mechanik der Richtungskörperausstossung versucht werden.

Ich habe in der oben erwähnten Arbeit darauf hingewiesen (vergl. Fig. 1—17 daselbst), dass bei der ersten Richtungsmitose des Eies der Physe die Prophasen sich durch nichts von denen einer gewöhnlichen Mitose unterscheiden, im Stadium des Muttersterns sieht man noch die karyokinetische Figur genau im Centrum des Eis gelegen und die Polstrahlung ganz gleichmässig von beiden Polkörpern aus die beiden Zellhälften beherrschen, wobei auch die Durchkreuzung der beiderseitigen Strahlensysteme ganz typisch und sogar sehr bedeutend ist. Darauf erst beginnt sich eine bedeutende Ungleichmässigkeit in dem Verbreitungsgebiete der beiden Polstrahlungen auszubilden. Die um den Richtungskörper gruppirten Strahlen werden immer schwächer, kürzer und kleiner, während umgekehrt die Polstrahlung an dem gegen das Zellinnere gerichteten Pol an Mächtigkeit gewinnt. Ich glaubte diese sich ausbildende Ungleichheit darauf zurückführen zu müssen, dass die im Eizellleib verbleibende Protoplasmamasse bestrebt war, sich einer grösseren Dottermasse zu bemächtigen; sobald dies aber einmal gelungen war, so befand sich diese Hälfte der Strahlung in einem ungemein günstigeren Ernährungsverhältniss, zugleich war aber auch der Druck in dieser Eihälfte stärker, so dass dadurch die karyokinetische Spindel nach der entgegengesetzten Richtung gedrängt wurde. Durch diese fortwährende Aneignung der Dottermassen und das Wachstum der Strahlen einerseits, ihre Verminderung anderseits verkümmert schliesslich die Polstrahlung an dem Richtungskörperpol bis auf ganz kümmerliche Ueberreste, und durch den „Ueberdruck“ in der Zelle wird schliesslich dieser Pol dicht an die Peripherie der Eizelle, dann sogar über die Eioberfläche hinaus verdrängt.

Bei diesen Umänderungen innerhalb der beiden Polstrahlensysteme sieht man die Strahlen stets in den beiden Centrosomen verknüpft und bis gegen die Peripherie der Eizelle hinziehen. Wenn nun die Strahlung an einem Pol mächtiger, am andern schwächer und kürzer wird, so ist dies nicht etwa durch eine blosse Contraction der Fibrillen bedingt, denn dann müssten die an dem Richtungspol angebrachten Fäden immer mächtiger und dicker werden, die am inneren Pol inserirenden Fibrillen zu

immer dünneren Fädchen ausgezogen werden; indess lässt sich gerade das Gegentheil davon feststellen. Ebenso ist es ausgeschlossen, dass die Masse, welche die Fibrillen zusammensetzt, etwa in die Centrosomen oder ihre Umgebung einbezogen wird. Vielmehr kann man nur annehmen, dass die Masse, in welche die Substanz der Mitomfäden bei Verkümmerung der Polstrahlen aufgeht, und aus der das Material für die Verlängerung und für das Wachsthum der anderen Polstrahlung geschöpft wird, in der Grenzschicht des Protoplasma gesucht werden muss. Es müssen, glaube ich, während der Richtungskörperausstossung energische Stoffwechselvorgänge und andere Wechselbeziehungen zwischen der Polstrahlung und der Grenzschicht des Protoplasma sowie bedeutende moleculäre Verschiebungen in derselben stattfinden, um die ungleichmässige Zelltheilung zu Stande zu bringen.

Wenn wir von diesen, für die Richtungskörperausstossung specifischen Verhältnissen bezüglich der sich allmählich ausbildenden Ungleichheit der beiden Polstrahlungen abstrahiren, so haben wir hinsichtlich des Verlaufs der Polstrahlen zu beiden Seiten der Centralspindel, der hier wahrnehmbaren Durchkreuzung u. s. w. in schönster Form dieselben, oben für die anderen Zellen näher besprochenen Verhältnisse. Ein Blick auf die Fig. 20—24 (Physa-Arbeit Fig. 1—16) zeigt sofort, dass schon sehr früh eine mächtige Durchkreuzung der beiderseitigen Strahlensysteme zu sehen ist, — diese gleicht sich allmählich entsprechend dem Vorrücken der Richtungsspindel gegen die Oberfläche aus, und man sieht auch hier nach Abschluss der Metakinese, wenn die eine Hälfte der Richtungsspindel bereits über die Eioberfläche hinaus verdrängt ist, und ihr Centrosoma an die Oberfläche des zukünftigen Richtungskörpers selbst gerückt ist, die beiderseitigen Polstrahlungen in der die Centralspindel halbirenden Ebene aufhören und zwar in einer Schicht, welche ihrem Bau nach der Grenzschicht des Protoplasma entspricht. Im Einzelnen spielen sich bei diesen Umlagerungen der Strahlen und bei der nachfolgenden Zelleinschnürung, von der Ungleichheit der beiderseitigen Polstrahlen abgesehen, dieselben Vorgänge, wie bei sonstiger Mitose ab, und es kommt auch zur Bildung eines sehr charakteristischen Zwischenkörpers, der sich lange Zeit hindurch erhält, worüber das Nähere in der Physa-Arbeit nachzusehen ist.

Alle dieselben Vorgänge spielen sich auch bei der Bildung

des II. Richtungskörpes ab, worüber ein Blick auf die Fig. 8—17, Taf. XVIII und XIX der Physa-Arbeit sofort Aufschluss giebt.

Nachdem ich die Durchkreuzung und die Umlagerung in der Polstrahlung an den von mir untersuchten Zellen festgestellt habe, kam es mir darauf an, zu erfahren, inwiefern analoge Thatsachen von anderen Autoren auch bei anderen Zellen gefunden worden sind. Die Thatsache der Durchkreuzung der Strahlen in gewissen Stadien ist so auffallend, dass, falls sie bei anderen Zellen auftritt, unmöglich übersehen werden konnte — es war daher zu erwarten, dass in den Arbeiten von Autoren, welche Mitosen von Zellen mit ausgeprägter Strahlung beschreiben, diesbezügliche Angaben nicht fehlen werden.

Ich habe natürlich nur diejenigen Angaben resp. Zeichnungen berücksichtigt, welche Schnittbilder von Zellen in Mitose betreffen, denn Bilder, die nach Präparaten von Zellen in toto gezeichnet sind, könnte der Vorwurf treffen, dass die Durchkreuzung der Strahlen nur vorgetäuscht wird, dadurch, dass zwei getrennte Strahlensysteme von der Seite in schräger Stellung gesehen werden; — bei Schnittpräparaten ist aber diese Täuschung ausgeschlossen.

Angaben im Text sind nun, wie es sich ergeben hat, falls sie überhaupt vorhanden sind, nur sehr spärlich, und wenn bisweilen die Thatsache erwähnt wird, so wird ihre Bedeutung nicht genauer besprochen; eine grössere Ausbeute ergiebt in dieser Beziehung die Prüfung der Abbildungen derjenigen Autoren, deren Zeichnungen sich durch Genauigkeit der Ausführung auszeichnen.

Selbstverständlich kann hier nicht versucht werden, eine vollkommene Zusammenstellung diesbezüglicher Thatsachen aus der Literatur zu geben, da derartige Bilder in der ganzen unendlichen Literatur cytologischen Inhalts zerstreut sind.

Bei Platner finde ich folgendes Verhalten beschrieben: „Lateral von den mitten verlaufenden Strahlen bemerkt man noch in der Aequatorialebene eine auf dem Querschnitt ringförmige Fläche, in welcher sich die von den polaren Strahlen beschriebenen kegelförmigen Räume schneiden.“

Zimmermann erwähnt für die Spermatocyten von Helix

pomatia: „Auf den einander zugekehrten Seiten der Strahlenbüschel scheinen sich die Fäden beider Büschel zu durchkreuzen."

Mehrfach erwähnt und abgebildet finden sich Kreuzungen der an die Spindel angrenzenden Polstrahlen in den Arbeiten van der Stricht's. Er unterscheidet in der Polstrahlung gewöhnlich (Contribution a l'étude de la sphère attractive, De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon Brocchii, Maturation et fécondation de l'oeuf d'amphioxus lanc.):

1. des fibrilles périphériques en continuation avec la masse cytoplasmique filaire voisine;

2. des fibrilles entre-croisées. Cet entre-croisement est très-manifeste dès l'écartement des sphères attractives et il persiste jusqu'à ce que les sphères attractives soient sur le point d'atteindre les deux pôles opposés du noyau.

Fürs Ei des Amphioxus lanceolatus beschreibt er diese „filaments entre-croisés au niveau de l'équateur" sowohl für die erste als auch für die zweite Richtungsspindel, ebenso giebt er für die Furchungsspindel an: „Un certain nombre des fibrilles d'une sphère s'entre-croisent avec d'autres du côté opposé au niveau de l'équateur de la figure achromatique."

Eine Besprechung der Bedeutung dieser Kreuzung finden wir bei van der Stricht nicht, seine Figuren geben von diesem Verhälnisse sehr schöne und genaue Bilder, die völlig in den Einzelheiten den Beobachtungen an unseren Objekten entsprechen.

Bei Drüner, welcher Spermatocyten von Salamandra maculosa und Braus, welcher Furchungszellen von Triton untersucht hat, ist in verschiedenen Stadien der Prophasen eine ganz prachtvolle Durchkreuzung der Strahlen der beiden Tochtersphären zu sehen; die Deutung aber, die diese Verfasser der Thatsache geben, ist eine von der unsrigen ganz und gar verschiedene, indem diese Autoren eine vollkommene Neubildung der Strahlen von den Centrosomen aus annehmen, welche dann erst bei der „Weiterentwicklung und Verlängerung" sich durchkreuzen.

Eine mächtige Strahlendurchkreuzung sieht man bei Mead im befruchteten und reifenden Ei von Chätopterus pergamentaceus, bei Wilson und Mathews im befruchteten Ei der Echinodermen, das gleiche Verhalten zeichnet Meves in den Prophasen bei männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, Bolles Lee bei den Samenzellen von Helix pomatia.

Aehnliches stellt Griffin an den Richtungsspindeln, dann während der Zweitheilung der Spermastrahlung an der karyokinetischen Figur der Furchungsspindel, sowie in den Furchungszellen von Thalassema dar[1]).

B. Folgerungen aus den erörterten Thatsachen.

Ich glaube somit behaupten zu können, dass die Durchkreuzung der Strahlen und ihre allmähliche Umlagerung als feststehende Thatsachen betrachtet werden dürfen. Auch glaube ich, dass die Art und Weise ihrer Verlagerung längs der Grenzschicht des Protoplasmas, so wie ich sie oben erörtert habe, als die einzig mögliche angesehen werden muss. Diese Thatsachen gestatten uns nun, gewisse in Verbindung damit stehende und damit gleichzeitig einhergehende Erscheinungen genauer zu erklären als auch einige weitergehende Schlüsse bezüglich der Mechanik der Mitose zu ziehen, die im folgenden näher erörtert werden sollen:

I.

Es könnte vielleicht fraglich erscheinen, ob zwei sich durchkreuzende Strahlensysteme derartige regelmässige Bewegungen und Umlagerungen, ohne mit einander zu collidiren, ausführen können, und ob solche Verschiebungen innerhalb der Zellkugel, oder allgemeiner des Zelleibes, möglich sind.

Nun ist, glaube ich, die Frage gerade für die Vorgänge, welche sich bei der Mitose abspielen, längst in bejahendem Sinne beantwortet worden, allerdings für eine andere Strahlengruppe, nämlich für die beiden Zugfasernkegel. Es ist seit der Arbeit Hermann's, dessen Befunde sodann auch an anderen Zellen vielseitige Bestätigung erfahren haben[2]), eine allgemein anerkannte

1) In einer während der Correctur dieser Arbeit mir durch die Freundlichkeit des Verfassers zugegangenen Arbeit (Ueber Spermatogenese bei Säugethieren) bemerkt v. Lenhossék für die Spermatocyten I. Ordnung der Ratte: „Das Cytoplasma zeigt vom Anfang der Spindelbildung an, am ausgesprochensten im Stadium der Aequatorialplatte, eine schöne Polstrahlung mit bis zur Zellmembran reichenden, gestreckten oder sanft gebogenen Fibrillen. In der Aequatorialebene der Zelle besteht eine starke Ueberkreuzung der Fasern, indem einige davon weit über die Mitte der Zelle, fast bis zum entgegengesetzten Zellpol hinübergreifen."

2) Ich möchte nur, um ein exquisites Beispiel zu nennen, auf van der Stricht's Figuren, die sich auf die achromatische Figur des Eies von Thysanozoon Brocchii beziehen, aufmerksam machen.

Thatsache, dass zu Beginn der Entfernung der beiden Spindelpole, wo die Centralspindel noch keine grösseren Dimensionen erreicht hat, gegen jede Chromatinschleife von den beiden Polkörperchen ganze Bündel von Fasern ziehen, so „dass die beiden Strahlensysteme sich unter den verschiedensten Winkeln durchkreuzen und durchflechten“ (Hermann). Erst allmählich, entsprechend der Wanderung der beiden Spindelpole, wird diese Durchkreuzung aufgehoben und die Zugfasern bilden zwei mit ihren Basen einander zugekehrte Kegel. Ich glaube, dass die Durchkreuzung der Polstrahlen ein völliges Analogon zu dieser Zugfaserndurchkreuzung darstellt.

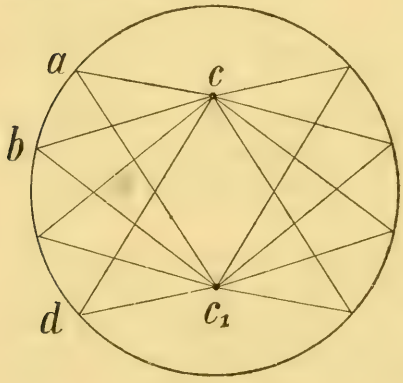
II.

Von einer ganzen Anzahl von Autoren wird ein Zusammenhang zwischen den Mitomfäden und den Chromosonen nicht nur für die Zeit der Mitose, sondern auch für die Zeit der Zellenruhe angenommen:

„Als geformte Gebilde können die Spindelfasern beim Uebergang des Tochterknäuels zur Ruhe nicht einfach zu Grunde gehen; sie können undeutlich werden — und dies wird alsbald geschehen, wenn sie ihren geradlinigen Verlauf aufgeben, aber sich auflösen und auseinanderfliessen, um dann abermals neu zu entstehen, werden sie wohl gewiss nicht.“ (Rabl.)

Bei der darauffolgenden Mitose nun erscheint jedes Chromosoma ganz in derselben Weise, wie bei der vorhergehenden Mitose mit einem, so jetzt mit den beiden Polkörperchen durch ein Strahlenbündel verbunden, welche, solange die Polkörper nicht ihre definitive Lage eingenommen haben, sich durchkreuzen. Die Zahl der Fibrillen, welche jedes Bündel zusammensetzen, ist für beide Bündel der Tochterzellen die gleiche, wie in dem einfachen Bündel der Mutterzelle. Es muss hier also eine Vermehrung, eine Neubildung von Fibrillen stattgefunden haben. Und ich glaube, dass, wenn die Zugfasern der alten Zelle in der Tochterzelle als solche bestehen bleiben, und wenn bei der Mitose die Spindelmantelfasern nicht erst an die Chromosomen anwachsen, sondern von vorne herein mit denselben in Verbindung stehen, wenn also nur „die lockeren Fadenwerke zwischen Centralkörper und Chromosomen, sich zu soliden Einzelfasern ausprägen“ (Flemming), die beiden Strahlenbündel aus dem einfachen Bündel der

Mutterzelle nur in der Weise entstanden sein können, dass jeder einzelne Strahl sich der Länge nach in zwei ganz gleiche Tochterstrahlen gespalten hat. — Ich glaube mich ganz auf den Boden der Hypothese Rabl's stellen zu müssen, der annimmt, dass die Theilung des Polkörperchens eine Theilung der Spindelfasern nach sich ziehen wird, die wahrscheinlich unter dem Bilde einer Längsspaltung verlaufen wird. Auch O. Schultze nimmt eine „Längsspaltung der Spindelfasern, die in der Theilung der in ihnen gelegenen Mikrosomen begründet ist", an.



Schema 9.

Die thatsächlichen Befunde zwingen uns zu dieser Annahme und nur auf diese Weise können die Bilder, die wir bei der Mitose für die Zugfasernkegel bekommen, erklärt werden.

Ich glaube nun, dass die thatsächlichen Befunde, welche oben für die Polstrahlen näher beschrieben wurden, eine gleiche Entstehungsweise für die beiden um die Tochtercentrosomen gruppirten Polstrahlensysteme nothwendig erscheinen lassen, d. h. dass dieselben aus der Längsspaltung der Polstrahlen der Mutterzelle entstanden sein müssen. Omnis radius a radio. Man kann in den Stadien, wo die Strahlendurchkreuzung mächtig entwickelt ist, von einem und demselben Punkte der Zelloberfläche ganz deutlich einen feinen Strahl zu dem einen, wie zu dem anderen Centrosoma verlaufen sehen. Denkt man sich die Entfernung der Centrosomen und die Entwicklung der Centralspindel rückgängig und nähert man die Centrosomen c und c^1 des Schema 9, so werden die Strahlen ca und c^1a, cb und c^1b, cd und c^1d zusammenfallen und das Bild liefern, welches den Ausgangspunkt für die beiden Tochterstrahlensysteme gegeben hat.

Eine Neubildung von Strahlen, von „organischen Radien" der Zelle muss zu irgend einer Zeit stattfinden, denn sonst müsste, wenn bei der Mitose die bereits bestehenden Radien nur quanti-

tativ gleichmässig auf die beiden Tochterhälften des Centrosoma vertheilt würden, nach jeder Mitose eine Reduction der organischen Radien auf die Hälfte stattfinden.

Es läge hier zunächst die Möglichkeit vor, dass diese Neubildung von Strahlen, welche ohne Annahme der Längsspaltung der einzelnen Fibrillen kaum denkbar ist, ans sog. Ruhestadium der Zelle gebunden ist. M. Heidenhain nimmt für Leukocyten während des Ruhestadiums „eine Vermehrung, eine Spaltung der organischen Radien" an — „eine auf dem Wege der Spaltung erfolgte zahlenmässige Zunahme" derselben.

Es könnte jede Zelle mit der verdoppelten Zahl der Strahlen in die Mitose eintreten und diese Strahlen könnten sich entsprechend ihrer symmetrischen Lage sofort zu gleichen Hälften auf die beiden Centrosomen vertheilen. Eine derartige Vertheilung wäre zunächst ein Vorgang, welcher keineswegs eine völlig gleiche qualitative und quantitative Zweitheilung des ganzen Mitoms der Zelle, mithin des ganzen Zellleibes überhaupt in einer der Halbirung der chromatischen Theile analogen Weise garantiren könnte.

Sodann würde die Annahme: „dass bei der Theilung der Centrosomen jede Hälfte die Hälfte der organischen Radien auf sich übernimmt" mit Recht der Vorwurf treffen, den Boveri unter anderem der Theorie der Insertionsmittelpunkte von M. Heidenhain macht. Er meint, es wäre „ein weiterer Einwand der, dass nach seinen Vorstellungen bei der Spaltung des einheitlichen Radiensystems in zwei ein äusserst charakteristischer und in seiner Form genau bestimmbarer, der Spaltungsebene entsprechender Defect auftreten müsste, in Gestalt eines radienfreien Doppelkegels, mit den beiden Centrosomen als Spitzen und einer im zugehörigen Aequator die Zelloberfläche erreichenden Ebene als gemeinsamer Basis. Auch in den Fällen, wo eine Centralspindel entsteht, müsste dieser Defect aufs Deutlichste sichtbar sein". Nirgends aber finde sich etwas dem Entsprechendes.

So müsste es in der That sein. Die Bilder aber, welche in den Prophasen der Mitose und während des Muttersternstadiums uns entgegentreten, lassen eine solche Annahme nicht zu und entziehen somit auch dem obigen Vorwurf den Boden.

Die Gründe, welche oben näher auseinandergesetzt wurden, zwingen uns zu der Annahme, dass bei der Mitose die Spalthälften

der Strahlen derart auf die beiden Centrosomen vertheilt werden, dass die eine Tochterhälfte des längsgespaltenen Strahls an dem einen, die andere an dem anderen Centrosoma angeheftet bleibt. Ob dies für sämmtliche Polstrahlen ausnahmslos gilt, möchte ich nicht mit aller Bestimmtheit behaupten, sicherlich aber für die bei Weitem überwiegende Mehrzahl derselben.

Diese Annahme[1]) knüpft an die aus rein theoretischen Gründen postulirte Hypothese von Roux an, der bezüglich der Achromatinfäden meint:

„Da sie feine Fäden bilden, welche nach der Theilung des Mutterpolcentrums in die beiden Tochterpolcentren sofort doppelseitig sich vorfinden, so ist es wahrscheinlich, dass eine Längstheilung der Fäden stattgefunden hat."

„Immerhin stellt ein dünner Faden eine sehr feine Massenzerkleinerung dar, welche durch Längstheilung des Fadens schon zu einer ziemlich vollkommenen „Qualitätensonderung" geeignet erscheinen muss."

Ebenso bestätigt sie eine Hypothese von O. Schultze, wonach „die Zelltheilung auf eine Theilung der Mikrosomen in der Zelle zurückzuführen ist. Als sichtbare Zeichen einer solchen sind zunächst die Theilung des Centrosoma und die daran anschliessende Theilung der Polstrahlung aufzufassen. In der letzteren sind die vorher regelloser gruppirten Mikrosomen des Protoplasmas radiär umgeordnet zum Zwecke gleichmässiger Theilung, die als Längsspaltung und daran anschliessende Verdoppelung der Strahlung in die Erscheinung tritt. Zugleich kommt es zur Längsspaltung der Spindelfasern, die in der Theilung der in ihnen gelegenen Mikrosomen begründet ist. Daran schliesst sich die Halbirung der Mikrosomen in den Chromatinschleifen. Die Tochterzelle erhält genau so viel Mikrosomen wie die Mutterzelle." Die Annahme der Längsspaltung der organischen Radien bei eintreten-

1) Die Feststellung der Thatsachen bietet natürlich grosse Schwierigkeiten dar, die meisten Autoren berühren die Frage, wie das ursprüngliche Strahlensystem auf die beiden Tochtercentrosomen vertheilt wird, überhaupt nicht. Zimmermann sagt für die Spermatocyten von Helix pomatia: „Den feineren Mechanismus bei dieser Theilung habe ich nicht beobachtet, ich kann also auch nicht sagen, ob jeder Strahl sich der Länge nach theilt, und die neu entstandenen Fäden auseinanderrücken, oder ob die ganze ursprüngliche Gruppe sich einfach in zwei Hälften anordnet."

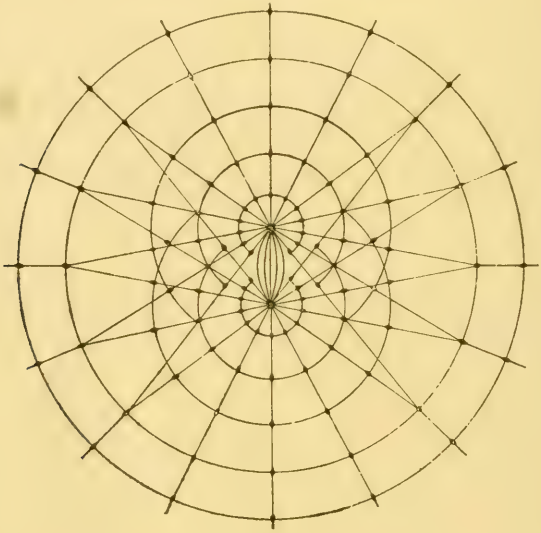
der Mitose ist eine nothwendige und unumgängliche Consequenz der Vorstellung, dass die während der Mitose auftretenden Strahlungen keine vergänglichen Structuren sind, welche nach Ablauf der Mitose völlig zu Grunde gehen, um sich bei der nächsten ganz unabhängig von Grund aus neu zu bilden, sondern dass auch während der Zellenruhe „alle geformten Bestandtheile der Zelle gegen das Polkörperchen centrirt sind“ (Rabl) und die Grundlage für die Tochtergebilde während der nächsten Mitose bilden.

Eine ganze Anzahl von Autoren nimmt einen dem hier vertretenen ganz entgegengesetzten Standpunkt ein. Drüner sagt: „Es wird also nicht eine einzige Faser des Strahlensystems der Mutterzelle unverändert in den Organismus der Tochterzelle herübergenommen. Die für die Karyokinese bestimmten Fibrillen werden vollkommen von den Centrosomen aus neugebildet, während die Reste des alten, wahrscheinlich von der vorhergehenden Karyokinese überkommenen Strahlensystems ihre regressive Metamorphose vollenden. Der Organismus der Tochterzelle wird gewissermaassen aus den Elementen wieder neu aufgebaut.“

Die gleiche Ansicht vertritt Braus. Beide Autoren stützen ihre Ansicht auf interessante Beobachtungen, die ich hier nach Braus citire, während ich bezüglich der dem Sinne nach völlig identischen Anschauungen Drüner's auf seine Originalarbeit p. 305 u. 306, sowie seine Fig. 41, 42, 43, 46, 47 verweise. Braus sagt:

„Drüner hat schon beim Salamanderhoden Bilder gesehen, in denen wie hier jeder Pol für sich von concentrischen Kreisen umgeben ist, und andererseits für beide Pole gemeinsame concentrische Kreise sich finden (Drüner Fig. 42, 45); während nun aber seine Präparate eine weitere Ermittelung des Verhaltens der Strahlen zu den jedem Pol eigenen und den beiden gemeinsamen concentrischen Kreisen nicht gestatteten, lässt sich bei diesen Stadien des Tritoneies soviel aus dem dichten Filz von sich kreuzenden Fasern bei immer wieder erneutem Betrachten unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen erkennen, dass einmal Fibrillen von jedem der Polkörperchen ausgehen, sich mit solchen der anderen Sphäre kreuzen und durch die gemeinsamen concentrischen Ringe hindurch in das Protoplasma hineinstrahlen. Diese weisen die jedem Pol eigenen concentrischen Ringe auf, von denen unsere Figur an dem einen Pol zwei erkennen lässt. Ausser diesen Fasern existiren aber noch eine Menge anderer, welche nicht nach einem der beiden Pole centrirt sind und die sich nur ausserhalb des innersten der gemeinsamen Kreise finden. Es ist also

mehr wie wahrscheinlich, dass diese Fibrillen in dem letztgenannten Kreis ihren Ursprung nehmen und Träger der übrigen gemeinsamen concentrischen Kreise sind, von denen in unserem Fall nur einer zu sehen ist. Diese Figur lässt sich nur so deuten, dass nach der Theilung des Centralkörperchens um jedes Tochtercentrosom eine neue Sphäre sich bildet, von welcher aus in das beide Tochtersphären gemeinsam umhüllende System der Radien und concentrischen Kreise der Muttersphäre hinein zahlreiche Radien einwachsen. Werden diese schon die Radien der mütterlichen Polsonne und ihre Querverbindungen lockern, so kommt es erst zu einer Sprengung und regressiven Metamorphose letzterer, wenn die äussersten Ringe der jungen Sphären sich so weit ausgedehnt, und die Tochtercentrosomen sich so weit von einander entfernt haben, dass es zu einer Berührung der concentrischen Systeme beider Generationen kommt.



Schema 10.

Ich glaube, dass die Thatsachen, welche Drüner und Braus für ihre Ansicht der selbständigen Neubildung der neuen Strahlen und der regressiven Metamorphose der alten verwerten, sich in ganz entgegengesetztem Sinne deuten lassen:

Ich glaube, die Thatsache, dass um die beiden sich entfernenden Tochtercentrosomen zunächst selbständige Mikrosomenstrata, dann gemeinsame Mikrosomenstrata sich befinden, spricht gerade dafür, dass das ursprüngliche Strahlensystem mit seinen Mikrosomen in dem mehr peripheren Theile noch einheitlich,

ungespalten zu sehen ist, dass dagegen im centralen Theile um die sich entfernenden Centrosomen dessen Spaltung bereits eingetreten ist und durch Entfernung der beiden Spalthälften auch zum äusseren Ausdruck kommt. Da die Mitomfäden in Drüner's und Braus' Objekt stark mikrosomal gebaut sind, so muss, wie ein Blick auf das Schema 10 lehrt, mit zwingender Nothwendigkeit das Bild herauskommen, das Drüner und Braus beobachtet haben. Je weiter peripherwärts diese Entfernung der Spalthälften erfolgen wird, desto mehr selbständige, jedem Centrosoma zugehörige, und desto weniger beiden gemeinsame concentrische Mikrosomenstrata werden sichtbar sein, dadurch jedoch, dass weiterhin die Strahlen sich durchschneiden, müssen auch die mikrosomalen Ringe sich durchschneiden, wodurch das Bild der concentrischen Kreise verwischt sein kann (vgl. Drüner l. c. p. 305 u. 306).

Hätte ich in meinen Präparaten die Bilder gehabt, welche Drüner und Braus beschreiben, deren Objecte wegen des ausserordentlich stark mikrosomalen Baus der Fäden offenbar für diesen Punkt günstiger waren, so hätte ich darin eine willkommene Bestätigung der von mir oben vertretenen Ansichten von der Längsspaltung der Polstrahlen erblickt.

III.

Wenn also in der That bei der Mitose von Anfang an zwei gleichwertige, aus der Spaltung des einheitlichen Strahlensystems der Mutterzelle entstandene Tochterstrahlensysteme auftreten, so wird auf ihr Bestreben, ihr Beherrschungsgebiet abzugrenzen, ein Theil der bei der Mitose wahrnehmbaren Bewegungen zurückgeführt werden können; es wird also die Entfernung der bereits gespaltenen Tochterstrahlen daraus erklärt werden können, die Längsspaltung selbst aber bleibt mechanisch unaufgeklärt. In der gleichen Weise, wie für die Chromosomen nach eingetretener Längsspaltung, für die Centrosomen nach erfolgter Zweitheilung, sich lediglich die Trennung und die Entfernung der Tochterhälften mechanisch durch Wirkung der angespannten Mitomfäden erklären lässt, während der Act der Spaltung selbst unaufgeklärt bleibt. Ist doch der Versuch, die Längsspaltung der Chromosomen durch den Zug der beiden durch die Längsspaltung entstandenen, an ihnen inserirenden

Zugfasernkegel zu erklären, gescheitert, seitdem durch die Arbeit Flemming's gezeigt wurde, dass bereits im früheren Knäuelstadium, wo die Kernmembran noch ganz scharf erhalten ist, die Spaltung der Chromosomen völlig durchgeführt sein kann, so dass also die Zugkraft der Spindelfäden nicht als ursächliches Moment für die Längsspaltung der Chromosomen in Betracht kommen kann. Ebenso wie wir für die Chromosomen die Längsspaltung als „eine selbständige Lebensäusserung, einen Fortpflanzungsact der chromatischen Elemente" (Boveri) auffassen müssen, so bleibt auch die Zwiespaltung der Mitomfäden ein innerer Lebensvorgang, dessen letzte Ursache mechanisch zu erklären wir vorläufig ausser Stande sind.

Die physiologischen Ursachen, welche die innere Zwiespaltung sämmtlicher geformten Zellbestandtheile hervorbringen, sind uns in ihrem Wesen absolut verschlossen, so dass wir heute noch mit van Beneden sagen müssen: „D'où vient l'impulsion, qui détermine le dédoublement des corpuscules centraux, la formation des cordons pelotonnés et la division longitudinale des anses? Réside-t-elle dans le noyau ou dans le corps cellulaire? Aucune donnée positive ne permet de résoudre cette question."

IV.

Es kann demnach lediglich Aufgabe der Forschung sein, die Bewegungen innerhalb der von Anfang an innerlich zwiegespaltenen Zelltheile zu ergründen, ihre Trennung, Entfernung und Vertheilung auf die beiden Tochterhälften der Zelle unserem Verständniss näher zu bringen[1]). Und ich glaube, dass wir aus dem Folgenden ersehen werden, dass mit Hilfe der obigen Annahmen die ganze Mitose für uns vielleicht complicirter bezüglich der structurellen Verhältnisse, aber wesentlich einfacher und einheitlicher bezüglich der sie bedingenden Kräfte erscheinen wird.

1) Meine ganze Auffassung der Mechanik der Mitose ist auf die Mitomtheorie des Protoplasmas aufgebaut. Ich kann also in den folgenden Bemerkungen die auf anderen Protoplasmatheorien aufgebauten mechanischen Vorstellungen unmöglich einer eingehenderen Besprechung unterziehen. Deswegen wäre es auch ganz unmöglich, im Einzelnen auf die Discussion einer neueren Arbeit von Rhumbler bezüglich der Mechanik der Mitose einzugehen, da derselbe von einer der unsrigen so verschiedenen Auffassung der Zellstructur ausgeht, dass sich absolut keine Berührungspunkte ergeben können.

Ich habe in den obigen Bemerkungen das causale Moment, welches die Entfernung der Pole selbst bedingt, vorläufig als gegeben angenommen und nur die Umlagerung der Polstrahlung näher erörtert, für welche die Entfernung der Pole eine nothwendige Vorbedingung ist, da durch dieselbe lediglich die neuen, auf die beiden Polkörper centrirten, aus der Zwiespaltung der einheitlichen Strahlung entstandenen Strahlensysteme sich allmählich zu selbstständigen Systemen herausdifferenziren können.

Es ist somit klar, dass die Kraft, welche die Entfernung der beiden Polkörper und der Spalthälften der Strahlen selbst bedingt, unmöglich in der Polstrahlung selbst ihren Sitz haben kann. Ja, der Umstand, dass in den Prophasen die bei Weitem überwiegende Mehrzahl der Polstrahlen sich mit den anderseitigen kreuzend, auf die andere Zellhälfte herübergreift, liesse höchstens nur eine ganz beschränkte Fibrillenzahl in dieser Weise thätig erscheinen. Würde aber bei eintretender Mitose das vorhandene Strahlensystem der Zelle sich einfach zu gleichen Hälften auf die beiden Centrosomen vertheilen, so müsste, namentlich bei Zellen, in denen die Strahlung ihre typische radiäre Anordnung auch im Ruhestadium bewahrt hat (wie z. B. bei Leukocyten), die Entfernung der beiden Pole in den Prophasen sich durch Contraction der beiden Strahlensysteme auf einmal, wie mit einem Ruck vollziehen. Es könnte allerdings in der zwischen den Centrosomen sich entwickelnden Centralspindel eine Einrichtung erblickt werden, welche den Zweck hat, dieses plötzliche Auseinanderziehen der beiden Polkörper zu verhindern, doch in diesem Falle müssten zunächst die Fibrillen der Centralspindel straff gespannt sein und dadurch die ganze Centralspindel nicht die Form einer Spindel, sondern eines compacten Bündels annehmen. Und dann könnte es auch noch fraglich erscheinen, ob die im Anfang minimale Centralspindel diesen Widerstand wirklich leisten und die plötzliche Entfernung der Pole verhindern und hintanhalten könnte.

Ich glaube, dass für die ganzen Prophasen die die Bewegung und Entfernung der Pole von einander bewirkende Kraft in dem Wachsthum der Centralspindel gesucht werden muss, wie es Drüner zunächst in consequenter Weise durchgeführt hat, und dessen Deutung bereits von mehreren Autoren, Flemming, Boveri, Meves und auch Heidehain angenommen wurde.

Ich muss aber für sämmtliche von mir untersuchten Objekte

gleich Heidenhain, Flemming, Meves und v. a. Autoren Drüner gegenüber mit Bestimmtheit betonen, dass von Anfang an zwischen den sich entfernenden Centrosomen stets eine deutliche Centralspindel zu sehen ist, und dass die Centralspindel nicht erst dadurch entsteht, dass zwei ursprünglich getrennte, je einem Pol angehörige Fasern im Winkel aufeinander treffen und sich mit einander in Bogenform verbinden.

Die junge allmählich anwachsende Centralspindel wirkt also von Anfang an als Triebkraft auf die Entfernung der Centralkörper von einander; für die Bestimmung der Richtung derselben kommen aber die Verhältnisse der Polstrahlung in Betracht. „Jedenfalls ist die specifische Richtung dieser Bewegung aus dem Spannungsgesetz herzuleiten." (M. Heidenhain.) Die Spaltungsvorgänge innerhalb des Strahlensystems widersprechen nicht nur dem Spannungsgesetz nicht, sondern werden vielmehr von ihm beherrscht. Der aus der Spaltung resultirende Verlauf der Strahlen bietet sogar, wenn wir namentlich die Lage des Mikrocentrums zum Kern, dessen fundamentale Bedeutung für die Einstellung der Spindelfigur hier nicht erst näher erörtert zu werden braucht, mit in Betracht ziehen, eine Erklärung dafür, warum „die Axe der Theilungsrichtung des Microcentrums im Anfang der Mitose, d. h. die Axe der jungen Spindelfigur, senkrecht über der Axe der ruhenden Zelle stehen muss und warum „die auseinanderweichenden Tochtercentren sich in einer Richtung paratangential zur Oberfläche des Kerns von einander entfernen."

Dadurch, dass um jedes der Centrosomen von Anfang der Mitose an ein System von Radien angebracht ist, welche nicht nur die zugehörige Tochterzellenhälfte beherrschen, sondern auch auf die andere Zellhälfte herübergreifen und bis an ihre Oberfläche sich verfolgen lassen, ferner dadurch, dass diese Strahlen sich erst allmählich durch die oben beschriebenen Vorgänge auf die zugehörigen Zellhälften zurückziehen, sehen wir eine Einrichtung gegeben, welche den ganzen Process der Mitose langsam und allmählich, aber desto regelmässiger, desto gesetzmässiger sich vollziehen lässt. Wir glauben also, dass für die Prophasen in der gesammten Polstrahlung nicht ein die Bewegung der Pole bewirkender, sondern ihre allzu rasche Entfernung behindernder, zugleich aber ihre Richtung bestimmender Apparat gegeben ist.

Im Anfange der Mitose sind nun, namentlich bei stark ex-

centrischer Lage der Centralspindel, bestimmte Fibrillen eines Polstrahlensystems viel kürzer, andere wiederum viel länger, aber im Sinne des Heidenhain'schen Identitätsprincips streben sie alle nach der gleichen Länge; und da wiederum in Anbetracht ihrer oben angenommenen Genese unter den beiden Polstrahlensystemen eine vollkommene morphologische und physiologische Gleichheit herrscht, so muss bei dem von allen Seiten gleichmässig ausgeübten Zug schliesslich eine centrale Einstellung der Spindel zu Stande kommen [1]).

In ganz derselben Weise erklären Boveri und Rabl die äquatoriale Einstellung der chromatischen Figur: „Die Bewegung der Elemente ist einzig und allein die Folge der Contraction der daran festgehefteten Fibrillen und die schliessliche Anordnung derselben zur „Aequatorialplatte" das Resultat der vermittelst dieser Fädchen ausgeübten gleichartigen Wirkungsweise der beiden Archoplasmakugeln." (Boveri.)

„Da nun die Spalthälften der Spindelfasern gleiche Länge haben, so werden sie, wenn ihre Verkürzung bis zu einem gewissen Grade gediehen ist, und sich gleichzeitig die beiden Pole bis zu einer gewissen Distanz von einander entfernt haben, nothwendig die chromatischen Schleifen, an die sie sich anheften, in gleiche Entfernung von beiden Polen bringen müssen, mit anderen Worten, es wird die chromatische Figur aus dem Stadium des Knäuels in das Stadium des Muttersterns übergeführt werden". (Rabl.)

---

1) Ziegler hat bei der Beobachtung der Mitose an lebenden Furchungszellen von Seeigeln folgende interessante Beobachtung gemacht: „Wenn die Strahlung noch nicht völlig bis zum Rand der Zelle ausgebildet ist, sieht man sehr oft, dass die Spindel in der Zelle ihre Lage ändert; häufig beobachtet man eine hin- und hergehende Bewegung der Spindel, und es sieht aus, wie wenn die Spindel um ihre Gleichgewichtslage oscillire; dabei lässt sich bemerken, dass, wenn z. B. der untere Pol der Spindel nach rechts geht, der von der Strahlung noch nicht betroffene Zellkörper am Rand der Zelle in Strömung nach links begriffen ist und umgekehrt. Diese Beobachtungen stehen der Theorie der Contraction der Polfasern entgegen." Letztere Ansicht kann ich nicht theilen; im Gegentheil, in Anbetracht des steten Wachsthums der Centralspindel und in Anbetracht des Umstandes, dass die beiden Polstrahlensysteme erst allmählich zur gleichmässigen Anordnung gelangen und die Einstellung der Spindel bewirken können, scheint mir ein „Oscilliren" der Spindel ganz natürlich und begreiflich.

Auf die Anordnung der beiderseitigen sich kreuzenden Polstrahlen und die in ihnen herrschenden Spannungsverhältnisse liess sich auch die Gestalt der ganzen Zelle während der Mitose zurückführen und namentlich der Umstand, dass erst gegen Ende des Muttersternstadiums allmählich eine völlig runde Gestalt der Zelle resultirt, während vorhin entsprechend dem Zug der beiderseits auf die andere Zellhälfte herübergreifenden Strahlen eine seitliche Abplattung der Zelle bestand. Wenn sämmtliche auf die beiden Pole vertheilten organischen Radien unter einander ihrem Wesen nach völlig gleichwertig sind, wenn sie im Princip alle gleich sind und infolge der durch Expansion der Centralspindel erfolgten Entfernung der beiden Pole genöthigt sind, sich durch allmähliche Verschiebungen gleichmässig zu vertheilen, so ist die Kugelgestalt der Zelle mit einer zu beiden Seiten des Aequators gleichen Anordnung aller geformten Bestandtheile die einzige Uebergangsform, welche bei dem gegenseitigen Spiel der Kräfte herauskommen kann, falls keine nebensächlichen Momente mitwirken. Es muss auch schliesslich der Zustand herauskommen, wo die beiden Strahlensysteme in einer indifferenten Protoplasmaschicht im Aequator der Zelle zusammenkommen. Dadurch wird es uns verständlich, warum die sog. Zellplatte stets in der Mitte zwischen den beiden Centralkörpern zur Ausbildung kommen muss, und warum bei der Tendenz der „innerlich“ zwiegetheilten Strahlensysteme, sich zu völlig gesonderten Einzelheiten zu differenziren, die Theilungsebene stets genau die Verbindungslinie der beiden Centralkörperchen senkrecht halbirt, warum also bei Contraction der beiderseitigen Strahlen die Theilungsfurche stets im Aequator einschneidet. Zur Erklärung dieser Vorgänge braucht nicht ein bestimmter Einfluss des Centrosomas auf das Protoplasma angenommen zu werden, der Vorgang ist an die Anordnung der Strahlen selbst gebunden. Ich glaube, dass es auf diesem Wege versucht werden muss, die Formveränderungen des Zellkörpers bei der Mitose und den Vorgang der Protoplasmatheilung unsererem Verständniss näher zu bringen, ich glaube, dass dann diese Vorgänge keine „völlig unklaren“ Erscheinungen bleiben werden, „die jeder Erklärung spotten“, und ich glaube nicht, dass „bei diesem Vorgang ganz andere Kräfte wirksam sein müssen, von denen wir eben noch gar nichts wissen“. Ich glaube, dass dadurch, dass

die beiderseitigen Strahlen Theile der protoplasmatischen Grenzschicht nach der Aequatorialebene befördert haben, welche durch weitere Umbildung wirklich die Grenzschicht der beiden Tochterzellen vervollständigt, uns auch die Vergrösserung und das Wachsthum der Zelloberfläche, welche bei der Trennung der Tochterzellen nothwendig einzutreten hat, ganz natürlich erscheinen dürfte [1]). Die an der Strahlung sich allmählich vollziehenden Umlagerungen erklären es aber auch, warum in der Zelle „die inneren Bewegungserscheinungen (Wanderung der Centren) zuerst auftreten, während die äussere Umgestaltung in träger Weise nachfolgt". M. Heidenhain hat auf Grund von Beobachtungen an Leukocyten, welche aber für die von mir untersuchten Objekte sich nicht übertragen lassen, angenommen, dass „die Durchschnürung des Zellleibes, speciell auch die eigenthümliche Zusammenraffung der Centralspindelfasern durch circulär an der Oberfläche verlaufende Mitomfäden erwirkt wird, welche vielleicht eine Art Schnürring bilden, der sich zusammenzieht". Für die Furchungszellen von Physa fontinalis liess sich aufs Bestimmteste feststellen, dass der charakteristische Ring, wie oben im speciellen Theile näher erörtert wurde, lediglich durch die äquatorialen Anschwellungen der Centralspindelfasern ohne Betheiligung der protoplasmatischen Grenzschicht gebildet wird. Ich glaube, dass, wenn die beiden Pole durch den in der ganzen Polstrahlung herrschenden Tonus und durch die Resistenz der Centralspindel festgestellt sind, und wenn in der Aequatorialebene eine der Grenzschicht des Protoplasma analoge Substanz angebracht ist, die fähig ist, die Zellenoberfläche zu vervollständigen, dass dann das „Spannungsgesetz allein genügt, um den Zellenleib zur Durchtheilung zu bringen" (M. Heidenhain's letzter Aufsatz). Die protoplasmatische Grenzschicht braucht sich nicht erst bei diesem Vorgang „einzustülpen", um die beiden Tochterzellen von einander zu scheiden. Dass sogar die Kräfte, welche die

1) „Allein das Hauptgewicht wäre darauf zu legen, dass die Summe der Oberflächen beider Tochterzellen grösser ist als die Oberfläche der Mutterzelle; mithin muss während der Zelltheilung die Oberfläche wachsen, und die Einschnürung kann überhaupt nur nach Maassgabe der Geschwindigkeit des Wachsthums der Zellenoberfläche erfolgen. Solange dieses nicht eintritt, kann gar kein äusserer Formwechsel statthaben, während natürlich die inneren Bewegungsvorgänge nicht beschränkt sind." (M. Heidenhain.)

Einschnürung und Durchschneidung des Zellleibes bewirken, nicht in der Einstülpung der protoplasmatischen Grenzschicht gesucht werden können, und dass nicht erst durch die sich „einstülpende“ Grenzschicht des Protoplasma der äquatoriale Theil der Centralspindel zusammengedrängt, zusammengerafft wird, hat mich eine gerade vom Standpunkte der Mechanik der Mitose sehr interessante Beobachtung gelehrt, welche Hr. E. Godlewski im hiesigen Laboratorium gelegentlich der Untersuchung der Spermatogenese bei den Mollusken gemacht hat [1]). Bei den Spermatogonien und Spermatocyten kann hier bekanntlich öfters, bisweilen in mehreren aufeinander folgenden Generationen nach erfolgter Kerntheilung die Zelltheilung unterbleiben, so dass es zur Ausbildung mehrfacher mitotischer Figuren in einem gemeinsamen Zellleibe kommt. Hierbei zeigt nun die Centralspindel ein sehr interessantes Verhalten: Wie schon Platner abgebildet hat, und wie die Präparate des Herrn Godlewski aufs Schönste in vielen Uebergangsstadien zeigen, erfolgt trotzdem, dass die Einschnürung und Einstülpung der Zelloberfläche und demnach eine Trennung der beiden Tochterzellen unterbleibt, eine äquatoriale Einschnürung der Centralspindelfasern. Dieselben weisen dann sogar die charakteristischen länglichen Verdickungen an der eingeschnürten Stelle auf, und es kommt zur Bildung eines typischen, bei den Mollusken so ausserordentlich deutlichen Zwischenkörpers, ganz als ob die Einschnürung des Zellleibes erfolgt wäre. Ja, die von diesem „Zwischenkörper“ nach dem Zellinneren ausstrahlenden Ueberreste der Centralspindelfasern erfahren sogar die für die Telophasen charakteristische Verlagerung, so dass die beiden Centralspindelhälften gegen den Zwischenkörper hin eine winklige Knickung zeigen und der Zwischenkörper selbst nach der Peripherie zu verschoben erscheint. Die hier reproducirten Fig. 44 und 45, welche der Arbeit Godlewski's entnommen sind, geben ein lehrreiches Bild des letzteren Stadiums, namentlich Fig. 45, in welcher die charakteristische Biegung und äquatoriale Differenzirung der Centralspindel zu sehen ist; nachträglich erscheint hier von einer Seite her die Trennungsfurche; sie schneidet aber an der convexen Seite der Centralspindel ein, nicht an der concaven, so dass die Verbiegung der Centralspindel nicht

1) Die Arbeit erscheint demnächst im Anzeiger der polnischen Akad. der Wissenschaften in Krakau. Sitzung vom 1. Februar 1897.

mit der Einstülpung der Zelloberfläche in causale Verbindung gebracht werden kann.

Diese Vorgänge weisen ganz unzweideutig darauf hin, dass es hier lediglich darauf ankommt, dass sich im Aequator eine die beiden Tochterstrahlensysteme sondernde Protoplasmaschicht bilde, die die „innere Zelltheilung" zum Abschluss bringt, dass es dagegen völlig gleichgiltig ist, ob diese differente Protoplasmaschicht (Zellplatte) durch weitere Differenzirung zur Bildung einer wirklichen protoplasmatischen Grenzschicht und durch Spaltung zur Vervollständigung der beiden Zelloberflächen verwendet wird oder nicht. Diese Auffassung bestätigen auch die weiteren multiplen bipolaren Mitosen, welche sich sodann in Zellen abspielen, bei denen nach der vorherigen Mitose die Zellleibstheilung ausgeblieben ist. Die Einstellung der Spindeln und die Verhältnisse der Polstrahlungen stellen sich für gewöhnlich so dar, als ob eine völlige Zellscheidewand bestände; die beiderseitigen Strahlungen enden in der vorhin die Zellplatte bildenden Protoplasmaschicht, ohne mit einander zu collidiren. Näheres darüber in der Arbeit Godlewski's.

Dass aber die von den beiderseitigen Polstrahlen nach der Aequatorialebene beförderte Protoplasmaschicht zur Erzielung der charakteristischen Einschnürung der Centralspindel ausreicht, ist, glaube ich, weniger die Folge von besonderen in dieser Protoplasmaschicht oder in den in ihr endigenden Polstrahlen enthaltenen Kräfte, als vielmehr die Folge der äquatorialen Differenzirung der Centralspindelfasern, welche diese Stelle weniger widerstandsfähig, sie zu einem punctum minoris resistentiae macht[1]), das der von allen Seiten nach der Aequatorialebene

1) Dass in der That die aequatoriale Differenzirung der Centralspindelfasern dieselben weniger widerstandsfähig macht, dafür spricht auch folgender bei der Physe leicht festzustellender Umstand. Wenn nach erfolgter Metakinese der Chromosomen in dem zwischen den auseinandergerückten Chromosomenfiguren sichtbaren Theile der Centralspindel die charakteristische aequatoriale Differenzirung auftritt (Fig. 27, 28, 29, 35, 36), so ändert sich die anfängliche Spindelform der Centralspindel (Fig. 33), und dieselbe nimmt vielmehr die Gestalt von zwei mit ihren Basen gegeneinander gekehrten Kegeln an, was ich dem auf die beiden Pole gleichmässig wirkenden Drucke zuschreiben zu dürfen glaube. Auf diesem Stadium ist, bei der Physe wenigstens, das Wachsthum der Centralspindel, welches den Zweck

hinbeförderten Protoplasmamasse nachgibt, zumal da die Centralspindel nach der Wanderung der chromatischen Tochterfiguren nach den beiden Polen zu, nunmehr in ihrem centralen Theile frei, nackt zu Tage liegt. Dass die erfolgte Zwiespaltung der chromatischen Aequatorialplatte und ihre Metakinese eine Aenderung der Verlaufsverhältnisse der der Spindel zunächst gelegenen Polstrahlen haben muss, ist, glaube ich, selbstverständlich. Durch die den Polen genäherten chromatischen Figuren müssen die Strahlen in der Nähe des Pols mehr auseinandergespreizt werden, während sie noch in der Aequatorialebene gegen das Zellinnere zu einen freien Raum vorfinden und infolge des in der ganzen Zelle herrschenden Drucks dorthin ausweichen. Dadurch muss sich für diese, der Spindel zunächst gelegenen Polstrahlen ein bogenförmiger Verlauf ergeben, wie ich ihn gerade bei Ascaris thatsächlich öfters beobachtet habe (Fig. 11, 13, 15, 16, sowie Ascaris-Arbeit Fig. 12, 13, 14, 34, 35 vergleiche auch das Schema 8). Der dort gezeichnete Verlauf der Strahlen ist der bei dem gegenseitigen Verhältniss der Theile einzig mögliche. Für Ascaris hat diese Thatsache auch v. Erlanger hervorgehoben: „Endlich sei noch erwähnt, dass beim Anfang der Theilung der Aequatorialplatte und dem Auseinanderweichen der Tochterplatten die sogenannten Polstrahlen in deutlichster Weise eine bogenförmige Krümmung mit nach der Oberfläche gerichteten Convexität zeigen.“ Wenn Erlanger hiezu bemerkt: „Diese Erscheinung spricht unzweideutig gegen die Annahme einer Insertion der sogenannten Fasern oder besser Wabenzüge und schliesst somit eine Zugwirkung derselben aus“ — so muss ich hervorheben, dass die minimale zur Sonderung der beiden Zellhälften nöthige, durch die blosse Dehnung bewirkte Zugwirkung doch wohl stattfinden kann, zumal wenn wir das Verhältniss der Strahlung zur chromatischen Figur mit in Betracht ziehen.

Ich halte mit einem Wort die eigentliche Theilung des Zellleibes für einen Differenzirungsact innerhalb der äquatorialen Zellplatte, die Sonderung und Abrundung der beiden Theilhälften dagegen ist ein zweiter Process, welcher lediglich die Folge der Spannungsverhältnisse innerhalb des Mitoms der Tochterzellen ist.

hatte, die beiden Pole abzuspannen, als abgeschlossen zu betrachten. Die weiteren Veränderungen der Centralspindel sind, glaube ich, lediglich passiver und regressiver Natur.

Diese erfolgt allmählich. „Die allerhöchste, die maximale Zugwirkung hat im Aequator an der Zelloberfläche statt, also genau dort, wo später die Einschnürung erfolgt; im Aequator inseriren sich eben — nach Aussage des Spannungsgesetzes — die am stärksten gedehnten Fäden.“ (M. Heidenhain.)

In den meisten Fällen gehen beide Processe Hand in Hand, jedoch eilt stets die histologische Differenzirung der unter Contraction der gedehnten Strahlen erfolgenden Abrundung und dem dadurch erfolgenden Selbstständigwerden der Tochterzellen voraus.

Es ist vor allem durch die Arbeiten Boveri's gezeigt worden, dass in den Anaphasen der Mitose eine Entfernung der beiden Pole der karyokinetischen Spindel erfolgt, was eine Dehnung der Centralspindel und vor allem eine die späteren Phasen kennzeichnende Längsstreckung des ganzen Zellleibes in der Richtung der bereits eingestellten Spindel zur Folge hat. Es wird allgemein für die Entfernung der beiden Polkörperchen die Verkürzung der die van Beneden'schen cônes antipodes zusammensetzenden Fäden verantwortlich gemacht, für welche Gruppe in den Anaphasen eine bestimmte „physiologische Erregung“ angenommen wird.

Ich glaube, dass diese Annahme zwar die Entfernung der Pole, nicht aber die Längsstreckung des ganzen Zellleibes erklären kann; für letztere ist vor allem die gleichmässige Vertheilung der Strahlen zu beiden Seiten der Aequatorialebene maassgebend.

Ich glaube, dass für die Erklärung der Verkürzung der den cônes antipodes[1]) entsprechenden Strahlengruppe nicht eine

1) Ich möchte hier bezüglich der cônes antipodes dasjenige in Erinnerung rufen, was ich an einem anderen Orte darüber gesagt habe: „Die hohe physiologische Bedeutung dieser cônes antipodes während der Mitose, in deren Contraction die unmittelbare Ursache für manche während der Mitose auftretenden Bewegungen, namentlich für die Entferung der Spindelpole und somit für die Verlängerung der Spindelachse zu suchen ist, ist von vielen Autoren auf Grund von Untersuchungen auch an anderen Objekten vollauf gewürdigt und hervorgehoben worden. Nur ist eine scharfe Abgrenzung derselben gegen die übrige Polstrahlung nicht beobachtet worden. Auch für Ascaris megalocephala konnte Boveri die durch Contraction der cônes antipodes hervorgerufene Einsenkung der Zelloberfläche nicht bestätigen. Auch unsere Präparate weisen von einer solchen Einsenkung keine Spur auf, vielmehr ist in den Stadien, wo durch Contraction der Polkegel die Pole der Zelloberfläche bedeutend genähert

„besondere physiologische Erregung" angenommen zu werden braucht. Das Contractionsbestreben besteht in allen Polstrahlen ganz gleichmässig, es wird an den cônes antipodes aber nur deswegen sich besonders äussern können, weil den cônes antipodes keine specifisch antagonistische Strahlengruppe entspricht, wie den anderen Strahlentheilen. Ein gewisses Gegengewicht konnten ihnen bis zum Muttersternstadium, solange die chromatische Figur ungetheilt war, die Zugfaserkegel halten — die Centralspindel aber spannt die beiden Pole von einander ab und erleichtert es den cônes antipodes sogar, sich ad maximum zu contrahiren. Diese Tendenz bestand auch in den früheren Stadien, nur konnte sie, solange die Kreuzung der Strahlen bestand, solange die der Centralspindel benachbarten Polstrahlen auf die andere Zellhälfte herübergriffen und nach Art eines mechanischen Apparates von fixirenden Strängen die Polkörper selbst festhielten, nicht zur Geltung kommen. Dies ist erst in den Anaphasen, wenn die Strahlen sich auf die ihnen zugehörige Tochterhälfte der Zelle zurückgezogen haben und die Metakinese der Chromosomen erfolgt ist, möglich.

Durch Entfernung der Polkörper werden nun aber die der Aequatorialebene zunächst gelegenen Strahlen verhältnissmässig stark gedehnt. Zwischen den am meisten gedehnten (aequatorialen) und den am meisten contrahirten (in der Verlängerung der Spindelachse gelegenen) Strahlen vermitteln den Uebergang Strahlen, welche weder verkürzt noch verlängert sind. „Durch die am stärksten gedehnten Strahlen muss der verhältnissmässig stärkste Zug an der Oberfläche ausgeübt werden. Daher muss, wie ohne weiteres ersichtlich ist, der Zellkörper in einer Richtung senkrecht zur Spindelachse zusammengedrückt, beziehungsweise in einer Richtung parallel zur Spindelachse verlängert werden." (M. Heidenhain.)

---

worden sind, der Uebergang zwischen den kürzeren in der Richtung der Zellachse contrahirten und den längeren seitwärts gehenden Polradien ein ganz allmählicher (vergl. die Figuren). Ja, dieser plötzliche Unterschied im Contractionszustande der ursprünglich gleich langen organischen Radien der Zelle scheint uns sogar wenig wahrscheinlich." Auch sei hier auf die mit meiner Auffassung sich deckenden Bemerkungen Heidenhain's in der Anmerkung 1 auf Seite 698 verwiesen.

Da ich nun oben hervorgehoben habe, dass die Zeit, innerhalb deren die definitive Umlagerung der Polstrahlung stattfindet, sehr schwankend ist, so ist es selbstverständlich, dass die Entfernung der beiden Pole auch einmal früher, ein andermal später erfolgen kann. Ein Blick auf die Fig. 8—14 illustrirt diese Thatsache.

Dieser Wechsel in dem zeitlichen Eintritt der Entfernung der Pole hat aber eine andere Erscheinung im Gefolge, die für das Verständniss der Mechanik der Mitose von Bedeutung ist und eine gewisse Rolle in der bisherigen cytologischen Literatur gespielt hat. Van Beneden hat nämlich die während der Metakinese stattfindende Bewegung der Tochterchromosomen gegen die beiden Polkörper zu durch Contraction der beiden sog. cônes principaux erklärt (Zugfasern, wie sie heute meist genannt werden). Diese Deutung ist von einer ganzen Anzahl von Autoren angenommen worden und die Thatsachen selbst, auf denen sich van Beneden stützte, sind auf Grund von Befunden an anderen Objekten bestätigt worden. Boveri hat indessen auf Grund der gleichen karyokinetischen Bilder im befruchteten Ascariseі die Metakinese auf andere Weise erklärt, indem er der Contraction der die Polkörper mit den Chromosomen verbindenden Fäden keine Bedeutung zuschreibt: „Die Behauptung nun, dass die Trennung der Tochterplatten durch die Contraction der Spindelfasern bedingt sei, ist nur zum kleinsten Theile richtig. Denn es handelt sich bei dem Vorgang des Auseinanderweichens im Wesentlichen nicht um eine Bewegung der Tochterelemente gegen die Pole, sondern um eine Bewegung der Pole selbst, die die mit ihnen verbundenen Chromatinfäden einfach nachziehen.“ Er sucht also „den wesentlichen Factor bei der Trennung und Entfernung der Tochterplatten in der Verkürzung der Polkegel, während die Spindelfasern, von denen die axialen den höchstmöglichen Grad von Verkürzung nahezu erreicht haben, fast nur als Verbindungsglieder eine Rolle spielen“.

Ich habe bereits an einem anderen Orte hervorgehoben, dass ich auf Grund meiner Präparate befruchteter Eier und Furchungszellen von Ascaris megalocephala beiden Factoren eine Betheiligung an der Metakinese der Chromosomen zuschreiben muss, wenn auch nicht immer beide zugleich thätig zu sein

brauchen, sondern ein mal der eine, das andere mal der andere in Action treten kann. Und zwar hängt dies meiner Ansicht nach lediglich von der früher oder später beendeten Umlagerung der Polstrahlung und der dadurch den beiden Polen gegebenen Möglichkeit, sich von einander zu entfernen. Ist nämlich die Umlagerung bereits im Muttersternstadium beendet, so kann durch die blosse Entfernung der Polkörper selbst die Metakinese der Chromosomen eintreten, während die Entfernung zwischen den Chromosomen und den Polkörpern dieselbe bleibt; und dann spielen die sog. Zugfasern in der That eine Zeit lang nur die Rolle von einfachen Bindegliedern.

Meist verhält sich die Sache aber anders: meist ist gegen Ende des Muttersternstadiums die Umlagerung der im Aequator sich kreuzenden Strahlen noch nicht beendet, die Polstrahlen haben sich noch nicht alle auf die ihnen zugehörige Tochterhälfte des Zellleibes zurückgezogen, somit ist auch die Entfernung der beiden Polkörper behindert, sie wird erst bedeutend später eintreten. Man kann aber, trotzdem, dass der Abstand der Polkörper um nichts grösser ist, als im Muttersternstadium, die Chromosomen in Metakinese übergehen sehen, und dann lässt es sich durch Messung leicht feststellen, dass der Abstand zwischen den Chromosomen und den Polkörpern viel geringer geworden ist, dass somit der ganze Zugfasernkegel sich verkürzt hat.

Die Behauptung, dass die Metakinese der Chromosomen durch Contraction der Zugfasernkegel bewirkt wird, besteht also meinen Präparaten zufolge auch für Ascaris megalocephala, wenigstens der Regel nach, zu Recht[1]). Für andere Zellarten

1) Ich stimme in meiner Auffassung völlig mit Reinke und Heidenhain überein: „Dabei bemerke ich Boveri gegenüber, dass in meinen Präparaten sich diese Zugfasern hierbei sicher verkürzen, wie direkte Messungen beweisen, und es daher sicher nicht die Polstrahlungen allein sein können, die die Trennung der Fäden bewirken, obgleich ich zugebe, dass diese auch dabei eine Rolle spielen können." (Reinke.) — Heidenhain: „Während des Auseinanderweichens der Theilungspole in der Anaphase erleiden die Fasern des Spindelmantels eine mehr weniger hochgradige Verkürzung. Die an die Schleifenwinkel fixirten Fasern ziehen sich ganz enorm zusammen." „Es ist aber klar, dass die mehr gegen die Schleifenenden hin sich fixirenden Fibrillen sich nicht in gleichem Maasse verkürzen können, wie die mehr central gelegenen Spindelmantelfasern, sondern, je weiter nach der Peripherie hin sie gelegen sind, desto weniger werden sie an der

ist sie vollends über allen Zweifel erhaben. Um nur einige von den Tausenden von Beispielen, die sich aus den Beschreibungen sowohl als auch namentlich aus den Figuren anderer Autoren schöpfen liessen, zu nennen, genügt es, einen Blick auf die schönen Figuren Sobotta's vom befruchteten Ei der Maus oder auf die Figuren von Meves, männliche Geschlechtszellen von Salamandra maculosa betreffend, zu werfen, um sich von der Thatsache der Verkürzung der Zugfasernkegel zu überzeugen.

Drüner nimmt an, dass auch beim Uebergang vom Monaster- zum Dyasterstadium das Auseinanderweichen der beiden Centren nicht durch den Zug der Polfasern, sondern durch den Druck der Fasern der Centralspindel bewirkt werde. Meves macht auch auf das colossale Wachsthum der Centralspindel noch nach der Metakinese aufmerksam. „Schliesslich ist das gesammte Fadenwerk der Zellsubstanz zum Aufbau der Spindel herangezogen. In Folge dieses starken Wachsthums der Spindelfasern, welche als Stützen (Drüner) wirken, entfernen sich die Pole mehr und mehr von einander." Die ganze Zelle streckt sich in die Länge. „Vom Stadium der Tonnenform an ist die Polstrahlung, wenn überhaupt noch vorhanden, jedenfalls so unbedeutend, dass sie für die weitere Entfernung der beiden Pole nicht mehr in Betracht kommt, diese wird vielmehr allein durch das Wachsthum der Centralspindelfasern bewirkt."

An unserem Objekte lässt sich diese Propulsionskraft der Centralspindel in den Anaphasen nicht beweisen, da sie in diesen Phasen ein bedeutenderes Wachsthum nicht aufweist, ihre bisweilen etwas schlankere Gestalt sich aber einfach als passive Längsausziehung deuten lässt, so dass ihr mehr die Bedeutung eines die beiden Pole gegen den Zug der Polstrahlen festheftenden Apparats zukäme. Sicherlich erinnert sie auch nicht im Entfernten an die in der That colossale Centralspindel der von Meves untersuchten Spermatocyten des Salamanders. Die von

Verkürzung Theil nehmen. Zu gleicher Zeit verkürzt sich auch die Polfädengruppe recht stark (cônes antipodes). Die zwischen der gedachten Polfadengruppe und den äussersten Spindelmantelfasern gelegenen Radiärstrahlen verkürzen (bezw. verlängern) sich ferner mehr oder weniger stark, je nach der ihnen zukommenden Lage. Ja man kann sich sehr leicht an einer Hilfszeichnung klar machen, dass ein gewisser Anteil jener letztgedachten Fasergruppe sich im Wesentlichen weder verkürzt, noch auch verlängert."

Drüner und Meves untersuchten Zellen scheinen hinsichtlich der Centralspindel ganz besondere Verhältnisse aufzuweisen, deswegen konnten von diesen Autoren manche Thatsachen bezüglich ihrer Function eruirt werden, die bei anderen Zellarten mehr verdeckt zur Geltung kommen. Ich ersehe nur aus dem verschiedenen morphologischen Bilde, welches diese Stadien darbieten, dass hier beim Mechanismus der Mitose bei verschiedenen Zellen verschiedene Momente thätig sein können, von denen ein Mal die einen, ein andermal die anderen zur Geltung kommen, ähnlich wie etwa die Betheiligung der Polstrahlen und der Zugfasern an der Metakinese der Chromosomen. Die Betheiligung der Polstrahlung in den Metaphasen scheint bei Meves' Objekt sehr in den Hintergrund gedrängt zu sein. „Eine Contraction von Polfasern für diese in den Anaphasen auftretende Längsstreckung verantwortlich zu machen, wie es Heidenhain für die Leukocyten will, ist bei diesem Objekt nicht angängig, weil derartige Fasern in diesen Stadien überhaupt nicht existiren", sagt er.

Die Untersuchungen von Meves sind aber in einer anderen Beziehung von grosser Bedeutung für die Auffassung der karyokinetischen Figuren, nämlich wegen der von ihm festgestellten Wechselbeziehungen zwischen der Polstrahlung und den Centralspindelfasern.

Meves stellt nämlich fest, dass die anfängliche mächtige Polstrahlung der Prophasen im Stadium der Tonnenform bis auf wenige Fäserchen verschwunden ist, während unterdessen ein continuirliches Wachsthum der Spindelfasern stattfand. Zu diesem Wachsthum der Centralspindel werden jedenfalls nach Meves Theile des Mitoms verbraucht. Nach den Anaphasen giebt Meves für die Telophasen wiederum an, dass die Polstrahlung mächtig wächst. Er hält diese Polstrahlen zweifellos für Neubildungen. „Dieses Wachsthum der Polstrahlung geht offenbar (in diesem wie auch in den folgenden Stadien) auf Kosten der Spindelfasern vor sich, deren Masse sich mehr und mehr reducirt."

Ich glaube, dass wenn dem so ist, diese Wechselbeziehungen zwischen der Polstrahlung und den Centralspindelfasern lediglich durch Vermittelung der Centrosomen erfolgen kann,

welche hierbei als Stoffwechselherde functioniren würden [1]), welche das Material für das Wachsthum, die Assimilation und Differenzirung der Centralspindel hinbefördern.

Ich glaube, dass diese Beziehungen der Centralspindel zur Polstrahlung sich mit den obigen Erörterungen über die Polstrahlung sowie mit dem Spannungsgesetz principiell sehr wohl vereinigen lassen, und ich glaube, dass diese Verhältnisse, weiter studirt, uns auch über die morphologische Bedeutung der Centralspindel Aufschluss verschaffen werden, was in Anbetracht des Umstandes, dass sie der einzige aus Fibrillen zusammengesetzte Theil der Zelle ist, welcher auf keinen Theil des Strahlensystems der Mutterzelle zurückgeführt werden kann, bisher mit besonderen Schwierigkeiten verbunden war. Die Versuchung, bestimmte Theile des Strahlensystems für die Entstehung der Centralspindel verantwortlich zu machen, liegt sehr nahe; doch würde ich derartige Versuche, so lange die Phylogenese der Centralspindel nicht genauer festgestellt ist, für verfrüht halten.

Die Annahme der Wechselbeziehungen zwischen Polstrahlung und Centralspindel lenkt aber noch ausserdem unsere Aufmerksamkeit von Neuem darauf, dass während der Mitose wichtige Stoffwechselvorgänge zur Geltung kommen. Flemming hat bereits darauf aufmerksam gemacht, dass die Aenderung der Zelle während der Mitose nicht nur die Anordnung der Fäden, also structurelle Verhältnisse betrifft [2]), dass nicht einfach eine

1) Vielleicht dürfte hier ein ähnlicher Process stattfinden, dessen Möglichkeit Flemming discutirt, falls die von ihm vertretene Ansicht der Betheiligung des Linin am Aufbau der Zugfasern nicht angenommen werden sollte: „also wenn eine Betheiligung von Substanz aus dem Kern ausgeschlossen sein soll, müsste man annehmen, dass auf dem Wege der Polstrahlung Substanz aus dem Zellkörper gegen den Centralkörper (bezw. Polkörper) attrahirt und dann von diesem aus in Gestalt von Spindelstrahlen gegen und in die Kernfigur geschickt würde. Und während in dieser Art eine centripetale Strömung gegen je einen Polkörper in den Radien und eine centrifugale von ihm aus in den Spindelfasern erfolgte". . .

2) Einige diesbezügliche Thatsachen jedoch, so namentlich der hellere Raum um den Kern und überhaupt um die ganze Spindel herum, dagegen ein dichteres und dunkleres Aussehen des peripherischen Theils der Zelle bei Anwendung von Farbstoffen und Reagentien müssen, glaube ich, gleichwohl auf die Verhältnisse in der Polstrahlung zurückgeführt werden.

Zusammendrängung des Zellkörpers stattfindet — sondern „dass während der Mitose eine innere Veränderung in ihrem Leibe eintreten muss.“ Er macht auf die Dunkelung der Zelle in Mitose aufmerksam: „als besitze sie durch und durch eine besondere physikalische oder chemische Beschaffenheit.“

Ich habe in den obigen Bemerkungen mich der Hypothese von Drüner und Meves, wonach das Auseinanderweichen der Polkörper durch Expansion und Wachsthum der Centralspindelfasern bewirkt wird, willig angeschlossen, weil dadurch, glaube ich, die Gesammtauffassung der Mechanik der Mitose sich viel einheitlicher gestaltet. Eine Expansionsfähigkeit „der aufeinander und auf die Zellmembran treffenden Radien“ (Propulsionskraft der Radien) und demnach eine durch diese „Druckfasern“ bewirkte stemmende Wirkung auch für die Polstrahlung anzunehmen, wie Drüner und Meves es thun, halte ich für verfehlt. Zunächst ist eine solche Annahme zur Erklärung der Vorgänge an sämmtlichen mir bekannten Zellen völlig entbehrlich. Sodann würde dieser Vorgang keine mechanische Grundlage für eine regelmässige Bewegung bilden.

Die Annahme Drüner's vollends, dass die um die beiden Pole sich bildenden Strahlensysteme auf einander gegenseitig einen Druck ausüben sollen, erscheint mir völlig unannehmbar. Er sagt: „Mit Beginn der Karyokinese bildet sich um jedes einzelne Centrosoma ein neues Strahlensystem. Diese neugebildeten Strahlen sind morphologisch und physiologisch ursprünglich alle von ganz gleicher Beschaffenheit.“ „Sobald die beiden in Bildung begriffenen nach allen Seiten hin gleichmässig entwickelten Strahlensysteme die halbe Länge des Abstandes der beiden Centrosomen von einander erreicht haben, müssen sie natürlich gegenseitig auf einander einen Druck ausüben, und wenn sie sich noch weiter nach allen Richtungen hin gleichmässig vergrössern, muss es zum Auseinanderweichen der beiden Centrosomen kommen. Bisweilen kommt es aber auch schon früher dazu, wenn nämlich zwischen den beiden jungen Strahlensystemen unnachgiebige Protoplasmamassen liegen, welche seitlich nicht ausweichen können.“ — Bietet es zunächst für unser Verständnis bedeutende Schwierigkeiten dar, uns vorzustellen, wie bei dem Wachstum der Strahlen gegenseitig Strahl auf Strahl treffen soll, so glaube ich ausserdem, dass dieselben, sich gegen einander stemmend, an einander ab-

gleiten würden und in den Zellsaft zu liegen kämen, der ihnen sicherlich keinen Widerstand leisten könnte und sie der Möglichkeit berauben würde, ihre Druck- und Stemmwirkung kundzugeben. Ob allerdings die Mitomfäden nicht unter ganz besonderen Bedingungen eine gewisse Druck- und Stemmwirkung vermöge ihres Wachstums und ihres Expansionsvermögens auszuüben im Stande sind, darüber möchte ich vorläufig nicht ein definitives Urteil abgeben. Solche ganz specifischen Verhältnisse lägen z. B. für die sich entwickelnden Zugfasern vor. Platner bereits hat für Arion empiricorum darauf aufmerksam gemacht, dass während der Entfernung der Centren „zwischen der Kernmembran und dem Centrosoma sich eine kegelförmig gestaltete Masse von Substanz ansammelt, welche die Kernmembran nach innen drückt und einstülpt, die Distanz zwischen ihr und dem Centrosoma vergrössernd".

Es ist sodann vielfach bestätigt worden, dass in Fällen, wo die achromatische Figur früh entwickelt ist, die Kernmembran um den Knäuel aber noch persistirt, öfters eine Einbuchtung der Kernmembran, welche gewissermaassen von den auf dieselbe zustrebenden Strahlen eingestülpt wird, zu sehen ist[1]). Vielleicht ist es derselben Wirkung der Strahlen zuzuschreiben, wenn in einigen Zellen nach Schwund der Kernmembran die Chromosomen zu einem Ballen nach der Gegenpolseite verdrängt werden, wie es Hermann, Meves, Drüner beschreiben und abbilden.

V.

In den vorhergehenden Bemerkungen musste ich, um die Verschiebungen der Strahlen und ihre allmähliche Umlagerung zu erklären, annehmen, dass dieselben stets einerseits mit dem Centrosoma, andererseits mit der Grenzschicht des Protoplasma in Zusammenhang bleiben, dass ihre peripheren Enden aber in

1) Ich habe diese Einstülpung der Kernmembran sehr schön bei befruchteten Eiern von Seeigeln, ebenso bei Physa fontinalis gesehen. „Die Strahlen, welche gegen den Kern gerichtet sind, drücken die Kernmembran mächtig ein, so dass an der Stelle eine tiefe unregelmässige Bucht entsteht, welche die Zeichnungen nur zum Theil wiedergeben können." — Prenant beschreibt für die Furchungszellen der Forelle: „Bientôt la membrane du noyau se plisse aux deux poles du noyau: elle paraît être repoussée vers l'intérieur par les rayons des astres développés autour des sphères attractives."

der protoplasmatischen Grenzschicht ausgiebige Verschiebungen erfahren können. Nur durch diese Annahme konnte einerseits der waghalsigen Hypothese vorgebeugt werden, dass die mit der Zelloberfläche verbundenen Strahlen diese Verbindung während der Mitose verlieren und mitten durch den Zellleib sich gegen den ihnen zugehörigen Centralkörper zurückziehen, und andererseits konnte nur dadurch den thatsächlichen Befunden Rechnung getragen werden.

Ich glaube, dass dies einen organischen Zusammenhang des Mitoms mit der protoplasmatischen Genzschicht involvirt, wie er auch aus anderen Gründen angenommen werden musste. Die Art und Weise dieses Zusammenhanges muss aber sicherlich in anderer Weise gedacht werden, als es von einigen Autoren gethan wird. Namentlich würde ich eine Festheftung der Mitomfäden an der Zellenoberfläche vermittelst „kleiner Knötchen", wie sie Bühler für die Mitomfäden der Ganglienzelle beschreibt, lediglich als einen secundären Erwerb für hochdifferenzirte Zellen, deren Mitomfäden keine Bewegungen mehr ausführen können, ansehen.

Ich glaube, dass wir uns die Grenzschicht des Protoplasmas aus derselben, jedenfalls aber einer ähnlichen Substanz gebildet denken müssen, wie die Mitomfäden selbst. Ob aber die Mitomfäden direkt in die protoplasmatische Grenzschicht übergehen, so dass sie die Zellperipherie, die Zelloberfläche direkt erreichen, oder ob sie erst durch Vermittelung des Zellreticulums (treillis protoplasmique) indirekt mit der Zelloberfläche in Verbindung stehen, ist dabei ganz gleichgiltig. Es ist nämlich nicht nur denkbar, sondern direkt nachweisbar, dass beim Wachsthum der Strahlungen „das Faserwerk der Zelle, das noch keine bestimmte Anordnung hatte, zu ihnen gestreckt wird". (Flemming.)

Bei der sich während der Ausstossung der Richtungskörper abspielenden Mitose ist vollends zur Erklärung der Vorgänge, die wir oben besprochen haben, nicht nur die Möglichkeit der Verschiebung der Strahlen an der protoplasmatischen Grenzschicht, sondern auch die Möglichkeit des Uebergehens von Substanztheilchen der Mitomfäden in dieselbe und die Möglichkeit ihrer anderweitigen Verwendung zuzugeben, bei welch letzterem Vorgang die protoplasmatische Grenzschicht, glaube ich, auch die vermittelnde Rolle spielt.

Krakau, am 1. Februar 1897.

Während des Druckes der Arbeit sind mir mehrere diesen Gegenstand betreffende Arbeiten zugegangen, die, früher erschienen, hier hätten näher berücksichtigt werden müssen: Eismond (Biolog. Centralblatt), v. Erlanger (Archiv für mikrosk. Anat.), Fick (Archiv für Anatomie und Physiologie), Heidenhain (Morphologische Arbeiten), Rhumbler (Archiv für Entwicklungsmechanik). Ich hoffe auf dieselben bei anderer Gelegenheit eingehen zu können.

Literatur-Verzeichniss.

Bezüglich der **Literatur** vergleiche die in meinen beiden letzten Aufsätzen citirten Arbeiten:

K. Kostanecki und A. Wierzejski, Ueber das Verhalten der sog. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an Physa fontinalis. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 47.

K. Kostanecki und M. Siedlecki: Ueber das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 48.

Von später erschienenen oder daselbst nicht citirten Arbeiten vergl.:

Bolles Lee, La regression du fuseau caryocinétique, le corps problématique de Platner et le ligament intercellulaire de Zimmermann dans les spermatocytes de Helix. — La Cellule XI. 1895.

Erlanger, Ueber die Befruchtung und ersten Theilungen des Eies von Ascaris megalocephala nebst allgemeinen Bemerkungen über den Bau des Protoplasma, der Spindel und des Centrosomas. Verhandl. d. deutschen zoolog. Gesellschaft. 1896.

E. Godlewski jun., Wielokrotna karyokineza w gruczole obojnaczym ślimaka Helix pomatia. Rozpr. wydz. matem.-przyrodn. Akad. Umiejetnosci w Krakowie 1897.

Deutsches Referat, Ueber mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anzeiger der poln. Akademie der Wissenschaften in Krakau, Februar 1897.

Griffin, The history of the achromatic structures in the maturation and fertilization of Thalassema. Transactions N. Y. Acad. Sci. June, 2, 1896.

Heidenhain, Ein neues Modell zum Spannungsgesetz der centrirten Systeme. Verhandl. d. anatom. Gesellschaft. Berlin 1896.

Henneguy, Leçons sur la cellule. Paris 1896.

His, Ueber den Keimhof oder Periblast der Selachier. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1897.

Meves, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 48. 1896.

L. Rhumbler, Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kerntheilung. Erster Theil: Die Cytokinese. . Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. III. 1896.

Roux, Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig 1883. Gesammelte Abhandlungen. Bd. II.

O. Schultze, Ueber Zelltheilung. Sitzungsberichte der physikalisch-medicinischen Gesellsch. zu Würzburg 1890.

Zimmermann, Ueber den Kerntheilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in München. 1891.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIX u. XXX.

Bezüglich der Herstellung der Präparate vergleiche Näheres in den beiden oben citirten Arbeiten.

Fig. 1—19. Ascaris megalocephala.

In Fig. 1, 3, 11, 13 ist der Hohlraum zwischen den beiden ersten Furchungszellen zu sehen.

Fig. 20—43. Physa fontinalis.

In Fig. 20—24. Befruchtete Eier mit Richtungsspindeln.

Fig. 25—29. Befruchtete Eier, Furchungsspindeln.

In Fig. 29 ist der zweite Richtungskörper durch einen Samenfaden befruchtet.

Fig. 30—43. Furchungszellen.

Fig. 42 stellt einen Theil des in Fig. 41 dargestellten Bildes in stärkerer Vergrösserung dar.

Fig. 43, eine Furchungszelle mit von oben sichtbarem Zwischenkörper (Zellnabel).

Fig. 44 und 45. Doppelte Spermatiden von Helix pomatia entstanden dadurch, dass sich der Zellleib der Spermatocyten II. Ordnung nach erfolgter Kerntheilung nicht getheilt hat. Nach E. Godlewski l. c.

(Aus dem II. anatomischen Institut der Universität Berlin.)

Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen.

Die Bedeutung der Giannuzzi'schen Halbmonde.

Von

Dr. **Rudolf Krause,**
Privatdocent a. d. Universität Berlin.

Hierzu Tafel XXXI und XXXII.

Ramón y Cajal und Retzius haben ungefähr gleichzeitig gezeigt, dass man mittels der Golgimethode die schon lange gekannten, aber immer mit einem gewissen Misstrauen betrachteten Secretionscanälchen in den Speicheldrüsen zur Anschauung bringen kann. In Folge dieser Entdeckung ist in den letzten Jahren eine ganze Anzahl von Arbeiten erschienen über den Bau und die functionellen Veränderungen der Speicheldrüsen, welche auch neue Streiflichter auf unsere Anschauungen über die Function der Halbmonde geworfen haben. Auch heute noch dauert der Streit der Meinungen fort, ja die verschiedenen Theorien haben sogar Aufnahme in die für die Studirenden bestimmten Lehrbücher gefunden, und es werden in einzelnen derselben Hypothesen, welche noch dazu auf recht schwachen Füssen stehen, dem Lernenden als fest und sicher stehende Facta hingestellt.

Schon seit mehreren Jahren mit experimentellen Untersuchungen über Bau und Function der Speicheldrüsen beschäftigt, schien es mir eine lohnende Aufgabe an der Hand der eignen Beobachtungen und unter möglichst vollständiger Benutzung der einschlägigen Literatur die verschiedenen Hypothesen über die Function der Giannuzzi'schen Halbmonde einer eingehenden Kritik zu unterziehen. Wenn die vorliegende Arbeit auch die uns interessirende Frage nicht endgültig lösen sollte, so dürfte sie doch, wie ich hoffe, einen nicht unwesentlichen Beitrag zu ihrer Klärung bringen.

Meinem speciellen Thema möchte ich die Beschreibung einer meines Wissens noch nicht bekannten Art von Speicheldrüsen vorausschicken, welche mir geeignet scheint, das Interesse der

Histologen und Physiologen in gleichem Maasse in Anspruch zu nehmen. Es ist sehr zu beklagen, dass die vergleichende Histologie der Speicheldrüsen noch so sehr im Argen liegt, besitzen wir doch erst eine ganz kleine Anzahl von Monographien, welche den Bau der Speicheldrüsen von einzelnen seltner zu erlangenden Thieren behandeln. Eine umfassendere Darstellung fehlt bis jetzt vollständig. Im Gegensatz hierzu sind wir aber über die vergleichende Histologie der Leber, des Magens, der Sinnesorgane und vor allem des Centralnervensystems ausserordentlich viel besser orientirt. Die Bedeutung vergleichend histologischer Forschung ist aber nach meiner Ansicht eine gar nicht zu unterschätzende, denn wir lernen dabei oft recht mühelos Dinge verstehen, deren Erklärung auf experimentellem Wege grosse Schwierigkeiten verursacht.

Durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Geheimrath Möbius ist es mir möglich gewesen, in der letzten Zeit die Speicheldrüsen einer grossen Anzahl von Thieren zu untersuchen, deren der Histologe nur in selteneren Fällen habhaft wird und es hat sich dabei gezeigt, wie ausserordentlich verschieden dieselben Drüsen bei ganz nahe verwandten Thieren sind. Vielleicht wird es mir später einmal möglich sein, das ganze Material auf breiter Basis zu bearbeiten. Für die vorliegende Arbeit will ich mich auf die Beschreibung der Glandula submaxillaris der Mangusten beschränken. Bevor ich mich zu derselben wende, ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrath Möbius meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Die Glandula submaxillaris der Mangusten.

Es standen mir drei Exemplare von Herpestes badius und leucurus zur Verfügung, deren Unterkieferdrüse im Wesentlichen dieselben Bauverhältnisse aufwies.

Das Material wurde conservirt in in 0,6proc. Kochsalzlösung gesättigter Sublimatlösung, welche ich immer noch als das bei weitem beste Fixationsmittel empfehlen möchte. Die in neuerer Zeit von Apáthy (1) angegebene alkoholische Sublimatlösung leistet nicht gleich gute Dienste. Von Osmiumgemischen kamen Flemming'sche Lösung und eine Mischung von 1 Theil 2 proc. Osmiumsäure und 9 Theilen gesättigter Sublimatlösung zur Verwendung. Im Uebrigen ist meine Technik dieselbe ge-

blieben, wie ich sie in früheren Arbeiten ausführlich dargestellt habe (39. 40).

Die wichtigste Färbungsmethode bildete für meine Zwecke die Biondifärbung in der von mir angegebenen Vorschrift[1]) (39). Daneben kamen dann noch in ausgedehnter Weise die Heidenhain'sche Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung, Thionin, Dahlia und die in neuerer Zeit von P. Mayer (52) speciell für Schleimfärbung angegebenen Methoden zur Verwendung.

Es scheint, dass die so vortreffliche Biondimethode sich doch jetzt einigermaassen Bahn gebrochen hat, obgleich ich noch recht häufig Angaben über Misserfolge begegnet bin. Ich kann nur immer wieder betonen, dass ich keine andere Methode der modernen histologischen Technik kenne, welche so vielfache Verwendung gestattet und dabei so leicht und sicher zu handhaben ist. Ein Misserfolg ist bei Einhaltung der von mir angegebenen Vorschriften ausgeschlossen. Auf folgende drei Punkte möchte ich dabei noch ausdrücklich aufmerksam machen. Das Material muss in Sublimat fixirt sein, Zusatz von Essigsäure beeinträchtigt die Färbung nicht. Einigermaassen gute Resultate liefert auch noch Fixation in Sublimat-Pikrinsäure, vorausgesetzt, dass die letztere aus den Präparaten völlig entfernt ist, Zenker'sche Flüssigkeit und Alkohol. Ganz ungeeignet für die Biondifärbung erweist sich Material aus Osmiumgemischen, Platinchlorid und Salpetersäure. Ferner dürfen die Schnitte nicht zu dick sein, keinesfalls über 10 μ und die zur Verwendung kommenden Farben müssen aus der von mir angegebenen Fabrik bezogen sein. Gerade auf diesen Punkt lege ich den allergrössten Werth, da das, was unter dem Namen Rubin Soder Methylgrün in den Handlungen für mikroskopische Utensilien verkauft wird, oft von ausserordentlich verschiedener Zusammensetzung ist. Niemals verwende man fertig bezogene Lösungen oder trockene Farbstoffgemische. Die zur Herstellung der Stammlösung verwendeten Lösungen sollen kalt gesättigt sein und mindestens ein paar Tage unter öfterem Umschütteln über dem Farbstoff gestanden haben. Die Zusammensetzung der Stammlösung selbst kann dann für den

1) Böhm und v. Davidoff drucken in ihrem vortrefflichen Lehrbuch (9) die von mir angegebene Vorschrift fast wörtlich ab und erwähnen als Autor M. Heidenhain. Die beiden Verfasser müssen den technischen Theil der Heidenhain'schen Arbeit (33) gar nicht gelesen haben, sonst liesse sich eine derartige Angabe nicht erklären.

einzelnen Fall beliebig variirt werden. Für die Färbung von Schleimdrüsen empfiehlt sich ein Verweilen der Präparate für 24 Stunden in einer stärker verdünnten Farblösung, 1 ccm Stammlösung auf 80—100 ccm destillirtes Wasser und Ansäuerung nach der von mir gegebenen Regel. Bei kürzerer Färbungsdauer $^1/_2$—2 Stunden erzielt man eine schönere Färbung des Protoplasmas.

Die Submaxillaris der Mangusten erweist sich bei mikroskopischer Untersuchung als eine Drüse mit starker Entwicklung von Giannuzzi'schen Halbmonden, sie wäre in dieser Beziehung ungefähr der Submaxillaris des Schafes an die Seite zu stellen. Die Zellen der Lunulae sind grösser, als in der Katzensubmaxillaris, umgeben jedoch die Tubuli nicht in so weitem Umfang, wie in dieser Drüse. Leider wissen wir ja noch gar nichts Bestimmtes über die Topographie der Halbmonde in den einzelnen Drüsen, und es würde eine dankbare, wenn auch nicht ganz leichte Arbeit sein, durch Reconstruction diese Verhältnisse endlich einmal klar zu stellen. Beim Hund scheinen die Halbmonde immer nur am Ende eines jeden Tubulus zu liegen, diesem wie eine Haube aufsitzend. Bei der Katze dagegen erscheint der Halbmond wie der Handschuhfinger über den Schleimtubulus als Finger gestülpt. Noch anders sind die Verhältnisse bei den Gazellen, doch davon später.

Leider war es mir nicht möglich, die fraglichen Drüsen frisch zu untersuchen, und ich kann deshalb hier nur die Beschreibung der Bilder geben, welche die Schnitte des fixirten Materials lieferten. Die nach der Biondimethode gefärbten Schnitte zeigten nun die auffallende Thatsache, dass die Zellen der Halbmonde blaugrün, die der eigentlichen Drüsentubuli dagegen intensiv rothgefärbt erschienen. Es bot sich also hier gerade das umgekehrte Bild, wie bei Hund, Katze, Schaf und den zahllosen Thieren, deren Submaxillaris eine mit Halbmonden versehene Schleimdrüse ist.

Beginnen wir mit der Beschreibung der die eigentlichen Drüsentubuli auskleidenden Zellen. Dieselben haben meist die Form abgestutzter Kegel oder Pyramiden, deren Grundfläche der Membrana propria anliegt. Die Zellgrenzen sind überall deutlich zu erkennen. Der Zellkörper besteht aus einem ziemlich dichten Netzwerk von feineren oder gröberen Fäden; von eingelagerten Körnchen war im fixirten Präparat nirgends etwas zu bemerken. Der Kern ist bald oval oder rund, bald mehr eckig oder gar

zackig. Er enthält immer ein deutliches Chromatingerüst, welches in den runden und ovalen Kernen mehr licht und hellblau gefärbt ist, in den eckigen Kernen dunkelblau erscheint und häufig etwas verklumpt ist. In Biondilösung sich roth färbende Nucleolen wurden nur in den runden Kernen gefunden und auch hier nicht selten vermisst. Die Kerne liegen immer der basalen Fläche der Zelle ziemlich dicht an.

Von Secretionscanälchen, weder von inter-, noch intracellulär gelegenen konnte ich niemals eine Spur in diesen Zellen finden. Ich habe eine grosse Anzahl von Präparaten, theils nach der ursprünglichen M. Heidenhain'schen Methode, theils nach der von dem Autor neuerdings (34) angegebenen Modification auf diese Verhältnisse hin untersucht, immer jedoch mit negativem Erfolg. Um ganz sicher zu gehen, färbte ich auf demselben Objectträger je einen Schnitt einer Submaxillaris von der Katze, der Manguste und der Parotis des Meerschweinchens. Während ich dann in den Halbmonden der Katzendrüse und den Zellen der Meerschweinchenparotis die Canälchen auf das schönste erhielt, fehlten sie in den fraglichen Zellen der Mangustendrüse vollständig.

Auf die Verwendung der Golgimethode glaubte ich hier gänzlich verzichten zu können, denn einmal beweist ein negatives Resultat bei dieser Methode bekanntlich gar nichts, und dass positive Resultate selbst noch zu handgreiflichen Trugschlüssen führen können, zeigen mir auf das Deutlichste die später noch zu besprechenden Angaben von Stoehr (84). Ausserdem aber liefert die Heidenhain'sche Methode in allen mir bekannten Fällen viel sicherere und schönere Resultate, als die Golgimethode.

Das Lumen der Tubuli ist nicht sehr weit, im Durchschnitt ungefähr ebenso weit, wie in der Submaxillaris des Hundes. Es erscheint meist angefüllt mit einer sich blaugrün färbenden fädigen Masse.

Vergleichen wir die beschriebenen Zellen mit den aus anderen Speicheldrüsen bekannten, so werden wir sie den serösen zurechnen müssen. Es ergeben sich jedoch einige vielleicht nicht unwichtige Unterschiede. In den Zellen der serösen Drüsen findet man nach Sublimatfixation wenigstens constant an der Peripherie der Schnitte gröbere oder feinere Granula in den Maschen des Protoplasmanetzwerkes liegen. Dieselben fehlten hier vollständig. Ob sie auch im frischen Präparat vermisst werden, vermag ich

leider nicht anzugeben. Es fehlen ferner hier die Secretionscanälchen, welche in den serösen Zellen der bekannten Speicheldrüsen wohl nie vermisst wurden. Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal könnte man in der ausschliesslich basalen Lage der Kerne sehen, doch lege ich auf diesen Punkt wenig Gewicht, da sich in dieser Beziehung auch in zweifellos serösen Zellen weitgehende Unterschiede finden.

Ich gehe nun über zur Besprechung der Halbmonde. Dieselben sitzen, wie schon erwähnt wurde, immer am Ende der Tubuli und entsprechen in Bezug auf ihre Form ihrem Namen meist recht gut. Jeder Halbmond zeigt bei entsprechender Schnittführung einen nach dem Lumen des Tubulus ausgezogenen Zipfel, in dem die Spitzen der einzelnen Zellen aneinanderstossen. Die Membrana propria umgiebt natürlich auch die Halbmonde und schickt lange Zipfel zwischen die einzelnen Lunulae.

Die Halbmonde setzen sich zusammen aus je drei, vier, höchstens fünf Zellen, wie man an Serienschnitten deutlich erkennen kann. Die Zellen sind wohl durchschnittlich etwas kleiner, als die früher erwähnten, ihre Form nähert sich am meisten der von sphärischen Flächen begrenzten Pyramide. Der Zellkörper setzt sich zusammen aus einem Netzwerke meist sehr grober Fäden, welche sich in Biondilösung intensiv blaugrün färben. Die Dichte des Netzwerkes wechselt in den einzelnen Zellen, manchmal sind die Fäden so dicht und die Maschen demzufolge so eng, dass es schwer fällt, die Netzstructur noch klar zu erkennen, und es bedarf dann sehr dünner Schnitte (3μ und darunter). Constant findet man ein Lichterwerden des Netzwerkes in dem in der Richtung des Canallumens ausgezogenen Zipfel des Halbmondes, häufig auch um den Kern herum. Die Zellgrenzen erscheinen durchweg roth gefärbt und sind immer leicht zu erkennen. Körnchen innerhalb der Netzmaschen liessen sich niemals nachweisen.

Der Kern liegt immer an der basalen Fläche der Zelle, nicht selten in eine Ecke hineingeschoben. Er ist häufig eckig, zackig, auf dem Durchschnitt mehr oder wenig strichförmig; sein Chromatin erscheint tief blau gefärbt, verklumpt, so dass die einzelnen Chromatinbälkchen nicht mehr zu erkennen sind. In vielen anderen Fällen dagegen präsentiren die Kerne mehr eine ovale oder sogar runde Form, dann ist ihre Färbung lichter, das Chromatinnetz deutlich und es lassen sich dann nicht selten im Kern auch ein oder mehrere roth gefärbte Nucleolen erkennen.

Das Lumen des Haupttubulus setzt sich immer, wie Serienschnitte darthun, bis an den zipfelförmigen Fortsatz des Halbmonds fort und bildet hier eine kleine Erweiterung, eine kleine Lacune. Von ihr aus strahlen dann Secretionscanälchen aus in den Halbmond hinein. Diese letzteren Gebilde sind in der vorliegenden Drüse vielleicht nicht ganz so leicht darzustellen und zu sehen, wie beispielsweise in den Halbmonden der Hunde- oder Katzensubmaxillaris, sie sind jedoch in jedem Falle vorhanden und bei einiger Uebung zu erkennen. Die Schwierigkeit der Darstellung beruht nach meiner Ansicht wohl auf folgenden beiden Umständen. Fertigt man dickere Schnitte an (7,5—10 μ), so stellt das Netzwerk des Zellkörpers eine so dunkel gefärbte, dichte Masse dar, dass es kaum gelingt mit der Linse dasselbe zu durchdringen. Man muss sich deshalb zu ganz dünnen Schnitten wenden (3 μ und darunter), um der Canälchen ansichtig zu werden; dann schneidet man aber die immerhin ziemlich grossen Zellen in mehrere Scheiben und bekommt so immer nur kleine Theilstücke der Canälchen zu sehen. Für die Darstellung dieser Gebilde leistet hier die Biondimethode viel mehr, als die Heidenhain'sche Eisenhämatoxylinfärbung, sie zeigt uns die Röhrchen innerhalb des blauen Netzwerks deutlich abgehoben mit rothen Wandungen.

Was die Lage der Canälchen anbetrifft, so verlaufen dieselben anfangs intercellulär, treten jedoch später in die Zellen selbst ein. Ich kann zwar an dieser Stelle für den intracellulären Verlauf der Secretionscanälchen keinen absolut strictcn Beweis vorbringen und das ist überhaupt wohl nicht ganz leicht, glaube jedoch später dem Unbefangenen wenigstens dieses Factum klar demonstriren zu können.

Von sogenannten Secretvacuolen, wie sie von anderen Untersuchern in den Halbmondzellen beschrieben worden sind, habe ich hier niemals etwas beobachten können.

Man sieht nun, und ich bitte gerade diesen Punkt besonders zu beachten, von den schon innerhalb des Halbmonds gelegenen Erweiterungen der Drüsentubuli aus netzförmig verbundenen Fäden bestehende und sich in Biondilösung blaugrün färbende Massen in den Tubulus hinein sich erstrecken, und auf dickeren Schnitten erkennt man, dass fast alle feineren Tubuli mit diesen Massen angefüllt sind. Und dass diese Secretmassen, und um solche kann es sich ja nur handeln, aus den Halbmonden stammen, bedarf wohl bei Betrachtung der Fig. 4 keines weiteren Beweises.

Fragen wir uns zunächst, welcher Art sind die hier die Halbmonde zusammensetzenden Zellen, so kann die Antwort nur lauten, wir haben es hier mit echten Schleimzellen zu thun. Um mir in dieser Hinsicht die grösstmöglichste Sicherheit zu verschaffen, wandte ich alle die mir bekannten Schleimfärbungsmittel an, als da sind Thionin, Methylenblau, Dahlia, Safranin und andere mehr und vor allem das von Mayer (52) in letzter Zeit angegebene Mucicarmin und Muchämatin. Mit allen diesen Mitteln erhielt ich ganz exquisite Färbung der Halbmonde. Fig. 4 zeigt einen solchen mit Thionin gefärbten Schnitt. Der ganze Körper der Halbmondzellen besteht aus einem ausserordentlich dichten Netzwerk grober Fasern, welche durch den blauen Farbstoff metachromatisch roth violett gefärbt erscheinen. Die Zellgrenzen markiren sich bei dieser Färbung nur sehr wenig. Bei *sc.* tritt deutlich ein Secretionscanälchen hervor. In schroffem Gegensatz zu den Halbmondzellen präsentiren sich die Zellen der Drüsentubuli in ganz schwach lichtblauer Farbe. Auf das schönste hebt sich nun von diesen hellblauen Zellen der hier überall das Lumen der Tubuli erfüllende, rothviolette Inhalt ab. Derselbe besteht aus einer Masse von gröberen und feineren, häufig netzförmig mit einander verbundenen Fäden. Bei etwas dickeren (10 μ) Schnitten sieht man nun, dass diese Massen überall bis an die Halbmonde heranreichen und aus ihnen direct hervorquellen.

Auch in den Ausführungsgängen finden wir dieselben Massen. Fig. 5 zeigt uns ein senkrecht zur Längsachse geschnittenes Speichelrohr mittleren Calibers. Hier hat sich der Inhalt einmal in einer dünnen Schicht auf der Wand niedergeschlagen und erfüllt aber auch dann in unregelmässigen, netzartigen Massen das Lumen. Auch hier wiederum die charakteristische rothviolette Farbe.

Nun, dass diese in dem Lumen der Tubuli und der Ausführungsgänge liegende Masse Schleim ist, das bedarf wohl keines weiteren Beweises, ebensowenig wie die Behauptung, dass dieser Schleim aus den Halbmonden stammt.

Wir haben also hier das bis jetzt wohl einzig dastehende Beispiel einer Unterkieferdrüse, deren Hauptmasse von Zellen, die Drüsentubuli auskleidend, aus Eiweisszellen oder doch ganz ähnlichen Zellen besteht, eine Drüse mit exquisiter Halbmondbildung, deren Halbmondzellen jedoch Schleim secerniren, mithin gerade das umgekehrte Verhältniss, wie wir es an der Glandula submaxillaris der Raubthiere und Wiederkäuer zu sehen gewohnt sind.

Aber es könnte ja auch die Behauptung aufgestellt werden, dass die beiden hier vorhandenen Zellen nur verschiedene Functionszustände von einer und derselben Zellart seien oder mit anderen Worten, dass wir hier eine reine Schleimdrüse nur mit etwas eigenthümlichen Verhältnissen vor uns haben, welche in die Heidenhain'sche Theorie eben nicht hineinpasst. Darauf möchte ich folgendes erwidern:

Die drei mir zur Verfügung stehenden Drüsen, welche von drei verschiedenen Thieren stammen, zeigten verschiedene Functionszustände. Die hier beschriebene Drüse war augenscheinlich im Beginn einer lebhaften Secretion begriffen. Die Halbmondzellen haben eben angefangen, ihren Schleim abzugeben. Die Kerne sind nicht mehr überall eckig, häufig haben sie sich schon gerundet und liegen der Basalfläche der Zelle nicht mehr so sehr dicht an, wie in völliger Ruhe. Dass sie wirklich erst im Beginn der Secretion waren, geht aus dem Umstand hervor, dass man nirgends Halbmondzellen findet, welche ihren Schleim schon völlig abgegeben haben. Die Halbmonde erscheinen immer gegen den übrigen Tubulus scharf abgesetzt, und nirgends finden sich Uebergangsformen zwischen den beiden Zellarten, und solche müssten doch anzutreffen sein, wenn beide Zellarten nur verschiedene Secretionszustände derselben Zellen wären.

Eine andere der Drüsen macht den Eindruck einer völlig ruhenden. Hier waren in den Halbmondzellen alle Kerne eckig und dicht wandständig. Die Zellen selbst zeigten gegenüber der anderen Drüse keine irgendwie erheblichen Grössenunterschiede. In dem Lumen der Tubuli und in den Ausführungsgängen fand sich keine Spur von Schleim oder sonstigem Inhalt. Die Kerne der die Tubuli auskleidenden Zellen waren ebenfalls wandständig auch hier herrschte anscheinend völlige Ruhe. Obgleich also beide Zellen in demselben Functionszustand waren, zeigten sie doch wie vorher dieselben Differenzen in Färbung und Anordnung. Wir haben es also ohne Frage mit zwei verschiedenen Arten von Zellen zu thun.

Noch in anderer Beziehung jedoch sind die mitgetheilten Befunde von Interesse und erheben den Fall über das Niveau einer blossen Curiosität. Ich meine nämlich in Rücksicht auf das constante Vorkommen von Secretionscanälchen in echten Schleimzellen. Ich habe bereits in der Glandula retrolingualis des Igels solche Gebilde in Schleimzellen beschrieben, aber hier

finden sie sich doch nur äusserst sparsam und sehr inconstant, in der Submaxillaris der Manguste jedoch bilden sie ein ganz constantes Vorkommen und fehlen in keinem Halbmond. Die Secretionscanälchen sind also nicht etwas für seröse Drüsen oder seröse Zellgruppen Characteristisches, sondern können sich ebenso gut auch in Schleimzellen und Schleimzellencomplexen finden. Der Unterschied, den man in dieser Beziehung zwischen Eiweiss- und Schleimzellen hat statuiren wollen, ist hinfällig.

Von den Ausführungsgängen der Drüse, den Speichelröhren lässt sich nicht viel Besonderes sagen, sie sind ganz ähnlich gebaut, wie beim Hund, nur tritt meist die sogenannte Stäbchenstructur hier nicht so deutlich hervor, wie dort.

Hiermit sei die Beschreibung dieser eigenthümlichen Drüsenart beendet, und ich will mich nun zur Besprechung meines eigentlichen Themas wenden.

Die Bedeutung der Giannuzzi'schen Halbmonde.

Giannuzzi beschrieb zuerst im Jahre 1865 (26) die nach ihm benannten Gebilde in der Unterkieferdrüse des Hundes als krümliche Masse, welche der Wand des Speichelbläschens unmittelbar anliegt und mehrere Kerne enthält. Bei Injection der Speichelgänge tritt die Injectionsmasse sowohl zwischen Halbmond und Speichelbläschen, als auch in mehreren Schichten in ersteren selbst ein; derselbe muss demnach aus „einer leicht spaltbaren Masse bestehen". Ueber eine etwaige Function der von ihm gefundenen Gebilde giebt der Autor nichts an.

Rudolf Heidenhain hatte sich schon während und vor dieser Zeit mit Untersuchungen über die Speichelsecretion beschäftigt, und in seinen für unsere ganze Drüsenphysiologie epochenmachenden, im Jahre 1868 erschienenen „Beiträge zur Lehre von der Speichelsecretion" bestätigte er die Entdeckung Giannuzzi's und zeigte zugleich, dass die Halbmonde aus einzelnen Zellen bestehen. Ihm waren die fraglichen Gebilde schon vor Giannuzzi bekannt gewesen und er vermuthete damals, dass sie ein nervöses Gebilde „ähnlich der Nervenendplatte in den Muskelprimitivbündeln" darstellten; im Verlauf seiner experimentellen Untersuchungen kam er jedoch zu ganz anderen Anschauungen über die Function dieser Randzellen. „Das Verständniss des histologischen Baues der Gl. submaxillaris des Hundes liegt darin, dass sie eine Schleimdrüse

ist, in welcher eine fortwährende Entwicklung von Schleimzellen stattfindet, die bei dem Vorgang der Secretion behufs der Schleimbildung zerstört und durch junge nachwachsende Zellen ersetzt werden." Diese jungen nachwachsenden Zellen sind nun die Halbmondzellen, welche an die Stelle der während der Secretion zu Grunde gehenden Schleimzellen treten. Wir haben hiermit die erste, auch heute noch von vielen Histologen und Physiologen getheilte Hypothese über die Function der Halbmonde, die Ersatztheorie.

Wie hat nun Heidenhain seine Theorie begründet?

Zunächst beobachtete er bei seinen Reizungsversuchen in dem aus der Canüle fliessenden Schleim zahlreiche Schleimzellen mit Kernen. Die mikroskopische Betrachtung der Drüse lässt einen Unterschied zwischen Halbmond- und Schleimzellen in der grossen Mehrzahl der Alveolen nach längerer electrischer Reizung nicht mehr erkennen. Man findet übrigens diese Verhältnisse auch schon an einzelnen Alveolen der normalen Drüse, und constanter Weise zeigt die Drüse des neugeborenen Hundes denselben Bau. An Isolationspräparaten finden sich dann auch unzweifelhaft Zellen in Theilung begriffen. „Die Schleimzellen der Alveolen werden zerstört, wie daraus hervorgeht, dass sie in der lange gereizten Drüse nicht mehr nachzuweisen sind. Von den Complexen der Randzellen in den Alveolen her beginnt eine lebhafte Zellenvermehrung durch Theilung; die jungen Zellen werden theils als Speichelkörperchen entleert, theils vergrössern sie sich, wobei immer noch weitere Theilung stattfindet, nehmen eckige Formen an und gehen allmählich durch Schleimmetamorphose ihres Protoplasmas in Schleimzellen über."

Die Heidenhain'sche Hypothese hat dann in der Folge vielfach Bestätigung gefunden. Boll hatte anfänglich (10) die Behauptung aufgestellt, dass die Halbmonde weiter nichts als verdickte Stelle der Membrana propria darstellten und deshalb den Korbzellen zugezählt werden müssten. In einer späteren Arbeit (11) hat er dann diese Angabe als irrig ausdrücklich zurückgenommen und sich völlig zu den Anschauungen Heidenhain's bekehrt. „Diese Randzellen gleichen in allen Stücken so vollständig den Zellen, welche nach längerer Reizung der Chorda und dem Verschwinden der Schleimzellen sich ganz allein in der Submaxillaris des Hundes vorfinden, dass wir Grund haben anzunehmen, dass die lebenskräftigen Randzellen den Nachwuchs

und die Matrix der centralen in Auflösung begriffenen Schleimzellen darstellen." Positive Beweise für seine Vermuthungen hat er selbst nicht weiter beigebracht. Später hat Lavdowsky (49) ganz ähnliche Verhältnisse an der Gl. orbitalis des Hundes beschrieben; Beermann (88) kommt durch Untersuchungen an der Gl. sublingualis zu in dieser Beziehung ganz ähnlichen Resultaten und Beyer (6) erzielte ähnliche Bilder bei Reizung der Gl. sublingualis des Hundes. Pflüger (67) drückt sich in seiner Bearbeitung der Speicheldrüsen im Stricker'schen Handbuch sehr gewunden aus, scheint jedoch im Allgemeinen die Heidenhain'schen Anschauungen zu theilen. „Es bleibt aber doch die Möglichkeit bestehen, dass die Schleimzellen durch ihre langdauernde Arbeit eine wesentliche Alteration ihrer chemischen Constitution erfahren und dass hierin die Ursache des verschiedenen Aussehens der Zellen liegt, je nachdem sie ausgeruht oder länger gereizt sind. Ich kann aber nicht leugnen, dass der so total verschiedene Eindruck sehr stark im Sinne Heidenhain's spricht. Ewald ist dann[1]) in einer unter Pflüger's Leitung gefertigten Dissertation (23) zu dem Resultat gekommen, welches in dem obigen Pflüger'schen Citat schon angedeutet ist. Die Verschiedenheit in dem Aussehen der gereizten und ungereizten Drüse beruht wesentlich darauf, dass der Schleim aus den Zellen der ersteren verschwunden ist.

In einer späteren Arbeit (31) und vor Allem in seiner umfassenden Bearbeitung der Physiologie der Absonderungsvorgänge (32) hat Heidenhain seine früheren Anschauungen in allen wesentlichen Punkten aufrecht erhalten. In neuerer Zeit ist die Heidenhain'sche Ersatztheorie mehr und mehr in den Hintergrund getreten. Von Veröffentlichungen unserer Tage finde ich sie nur noch in dem Lehrbuch von Böhm und v. Davidoff (9) getheilt.

Dieses Zurücktreten der Ersatztheorie erklärt sich aus den schwerwiegenden Bedenken, welche man gegen die Heidenhain'schen Anschauungen vorgebracht hat und denen wir nunmehr näher treten wollen.

---

1) Die Dissertation von Ewald ist zwar schon im Jahre 1870, das Stricker'sche Handbuch erst im Jahre 1871 erschienen. Die Arbeit von Ewald muss jedoch zu der Zeit, als Pflüger die oben citirten Zeilen schrieb, noch nicht abgeschlossen gewesen sein, wie aus dem Text bei Pflüger deutlich zu entnehmen ist.

Wie wir sahen, fand Heidenhain bei seinen Versuchen in dem Canülenspeichel zahlreiche Schleimzellen. Dieser Befund konnte von einer grösseren Anzahl Nachuntersucher nicht bestätigt werden, in dem normalen d. h. nicht auf electrische Reizung secernierten Secret fehlen sie jedenfalls immer, so weit diesbezügliche Untersuchungen vorliegen. Nach Pflüger (67) besitzt der Speichel „normal keinerlei morphologische Elemente, sondern stellt eine durchsichtige, ganz homogene Flüssigkeit dar. Sobald aber durch Unterbindung der Ausführungsgänge der Drüse oder Einführung von Canülen die Schleimhaut des Ductus insultirt wird, erhält man abgestossene und durch katarrhalische Affection und Exsudation sich continuirlich erzeugende morphologische Producte, welche einige Forscher zu dem Glauben verleiteten, dass der normale Speichel geformte Elemente enthalte und continuirliche Drüsenepithelien ausführe". Oehl (64), der sehr genaue Untersuchungen des menschlichen Speichels angestellt hat, beschreibt weder in diesem, noch in dem Submaxillarsecret des Hundes Schleimzellen, und seine Beobachtungen scheinen nicht oberflächlich gewesen zu sein, denn er hat die Speichelkörperchen und ihre amöboiden Bewegungen recht gut beschrieben. Nach Kühne (42) enthält der Chordaspeichel des Hundes nur „dann Epithel, wenn durch Canülen, Zellen aus dem Ausführungsgang abgeschabt wurden". Im Sympathicusspeichel dagegen finden sich Gallertklümpchen, welche Blasen und Vacuolen enthalten und theils aus Eiweiss, theils aus Mucin bestehen sollen. „Man kann sich des Gedankens nicht erwehren, dass sie Umwandlungsprodukte der Drüsenzellen selbst darstellen." Ganz ähnlich lauten die Angaben von Ewald (24): „Reiner Speichel ist frei von morphologischen Bestandtheilen" (Chordaspeichel ist hier gemeint). Was meine eignen Erfahrungen anlangt, so habe ich in meinen sehr zahlreichen Versuchen selbst nach mehrstündiger Reizung der Chorda bei Katzen und Hunden doch nur ein einziges Mal, da aber auch unzweifelhaft, Schleimzellen in geringer Anzahl im Secret gefunden. Wie ich diesen Befund beurtheile, wird später dargelegt werden.

Als zweiter Grund für die Heidenhain'sche Hypothese wurde oben angeführt: Die gereizte Drüse lässt einen Unterschied zwischen Halbmond- und Schleimzellen nicht mehr erkennen. Dieser Befund ist wohl von den meisten Nachuntersuchern bestätigt worden, in der Deutung desselben weichen jedoch viele

derselben von Heidenhain ganz beträchtlich ab. Nach unserem Autor soll sich dieses gleichartige Aussehen der Drüsenzellen so erklären, dass die Schleimzellen bei energischer, lang dauernder Reizung zu Grunde gehen, ausgestossen werden und an ihrer Stelle die wuchernden Halbmonde die Wand der Alveole bekleiden. Fragen wir uns nun, hat Heidenhain oder einer seiner Anhänger diesen für die ganze Theorie fundamentalen Vorgang der Zellzerstörung oder -abstossung im miskroskopischem Präparat beobachtet, so finde ich bei Heidenhain selbst weder eine Beschreibung, noch eine Abbildung desselben. Etwas Näheres schon giebt Lavdowsky (49) in seiner ausführlichen Publication an. Lassen wir den Autor selbst sprechen: „Während die Zellen einer Masse von Alveolen in der oben beschriebenen Weise sich verändern, finden sich im vorliegenden, wie auch nicht selten im vorhergehenden Stadium (s. die Alveolen *zz* auf Fig. 11) solche Alveolen, deren Zellen nur regulär veränderte Kerne bieten, sie selbst aber (d. h. ihr Inhalt) zeichnen sich durch verhältnissmässig grössere Helligkeit und durch eine früher nicht existirende Streifung aus und enthalten nur wenig neugebildetes Protoplasma an den Rändern. Derartige Zellen haben nun — darauf will ich hier aufmerksam machen — das Aussehen, als wenn sie zerrissen oder vom Drucke ihres Inhalts geplatzt wären: jede Zelle ist ein wenig gebogen, und wenn sich Schleim im Innern erhalten hat, so sieht man, dass die Richtung dieser Lagerung durch den Lauf des voraufgegangenen Schleimabflusses bestimmt wird. Aus dem Ganzen ist mithin klar, dass wir in derartigen acini Zellen im Zustande einer ganz bestimmten Art von Zerstörung, nämlich in dem des Platzens und der Entleerung ihres Inhalts vorfinden." Vergleichen wir diese Beschreibung mit der angezogenen Abbildung, so ist in der letzteren von einer Zerstörung der Schleimzellen keine Spur zu sehen, die Zellen entleeren eben ihren schleimigen Inhalt, weiter nichts. Die Zellen *zz* der Lavdowsky'schen Figur sehen absolut normal aus, sie sind nur nach dem Lumen der Tubuli zu offen. Von einer Loslösung der Zellen, und eine solche müsste doch eintreten, wenn die Zellen im Secret wieder erscheinen sollen, nicht ein blosses Ausstossen ihres Inhalts, hat Lavdowsky augenscheinlich nichts gesehen.

Ganz Aehnliches gilt auch für die Angaben Beyer's (6), er findet zerstörte Schleimzellen nur bei der Thätigkeit geringeren Grades, wenn die Drüse „in Folge von mässiger Reizung und

Thätigkeit sich in einem Uebergangsstadium aus der Ruhe in die volle Action befindet"; Morphium, Pilocarpin und kurz dauernde electrische Reizung. „An andern Stellen, wo die Veränderungen noch weiter vorgeschritten sind, sieht man in den Acini oder im Lumen der Ausführungsgänge glashelle, eingerollte Membranfetzen — die Trümmer der zerstörten und abgestossenen Mucinzellen." Wir sehen, auch Beyer hat die Abstossung der Zellen selbst nicht beobachtet, und was er für die Trümmer von Schleimzellen hält, sind entweder Gerinnungsproducte oder arteficiell losgelöste Zellen, was bei seiner primitiven Untersuchungsmethodik, Rasirmesserschnitte, nicht wunderbar erscheinen kann. Beyer's Angaben beziehen sich auf die Gl. sublingualis des Hundes und der Katze, und er stellt diese Drüse als völlig gleichwerthig der Gl. submaxillaris dieser Thiere hin. Nach meiner Ansicht ist das doch nicht ohne weiteres erlaubt, denn die dunkelen Zellen, Randzellencomplexe, zeigen in beiden Drüsen doch recht wesentliche Structurunterschiede. Ein abschliessendes Urtheil möchte ich mir in dieser Frage indessen bis jetzt noch nicht erlauben. Etwas ähnliches scheint mir auch Langley (47) anzunehmen, wenn er von diesen Zellen sagt „in speaking of these cells as „albuminous" I only follow the ordinary usage according to which a secreting cell which is granular after a certain mode of treatment is said to be albuminous. It is perfectly possible that such a cell should secrete a substance which is more allied to mucin, than to albumin."

„Die Schleimzellen der Acini werden zerstört, wie daraus hervorgeht, dass sie in der lange gereizten Drüse nicht mehr nachzuweisen sind." Dieser Satz stellt nach meiner Ansicht eine Schwäche in der Heidenhain'schen Beweisführung dar. Dass wir die Schleimzellen, d. h. aber im Wesentlichen den in ihnen enthaltenen Schleim nicht mehr nachweisen können im mikroskopischen Präparat, das beweist doch wohl nicht, dass diese Zellen wirklich zu Grunde gegangen sind. Ganz ähnliche Bedenken hat auch schon von Ebner (17) gegen Heidenhain geltend gemacht. Aber man findet doch in dem Secret selbst Schleimzellen, wird man einwenden. Darauf ist zu erwidern, dass dieser Befund einmal von den meisten Untersuchern entschieden bestritten worden ist, und wie ich meinen eigenen positiven Befund beurtheile, will ich in Folgendem darlegen. Ich selbst habe einmal im Submaxillarsecret Schleimzellen gefunden, ja noch

mehr, ich habe auch im mikroskopischen Präparat die Abstossung der Schleimzellen selbst beobachtet. Es handelte sich um Reizung der Chorda bei einer Katze. Die Dauer des Versuches betrug nahezu sechs Stunden. Rollenabstand des Schlitteninduktionsapparates zu Anfang des Versuches 9 h 10 280 mm, zu Ende des Versuchs 2 h 50 130 mm. (Ich citire nach den Notizen in meinem Protokollbuch.) In den von dieser Drüse hergestellten Präparaten sah man an einzelnen Stellen der Schnitte Schleimzellen halb von der Membrana propria losgelöst in das Lumen des Tubulus hineinragen. Auch in den Speichelröhren konnte man solche Zellen, wenn auch in geringer Zahl, finden. Aehnliche Verhältnisse zeigten sich aber auch an den Halbmonden. Gar nicht selten waren hier Zellen völlig verschwunden und an ihrer Stelle ein Loch. In anderen Fällen sah man das Protoplasmanetzwerk in diesen Zellen sehr stark destruirt. Um Kunstprodukte, etwa von der Fixations- oder Schneidetechnik hervorgerufen, kann es sich hier keinesfalls gehandelt haben, denn die Zellen der Ausführungsgänge und der Speichelröhren, die gegen fehlerhafte Behandlung während der technischen Manipulationen sehr empfindlich sind, waren auf das Beste erhalten. Es kann sich hier nur um Vorgänge handeln, die wir nicht mehr zu den normalen rechnen können und deren Quelle in der elektrischen Reizung gesucht werden muss.

Bei starker Reizung soll der Drüsentubulus mit einerlei Zellen, mit Zellen, die sich nicht mehr von einander unterscheiden lassen, ausgekleidet sein. Ich habe diese Beobachtung, welche wohl am wenigsten bestritten wird, eigentlich niemals bestätigen können, und das mag wohl zumeist daher rühren, dass die histologische Technik, und vor allem die Technik des Färbens, in dem letzten Dezennium gerade ausserordentliche Fortschritte gemacht hat. Beim Hund sind meine Erfahrungen nicht gross genug, bei der Katze glaube ich jedoch über ein hinreichendes Versuchsmaterial zu verfügen, habe ich doch über 30 diesbezügliche Reizungsversuche angestellt. Immer war es mir, auch wenn ich die Chorda 5, 6 Stunden und länger gereizt hatte, doch noch möglich, die Halbmondzellen von den ganz oder theilweise ihres Schleimes beraubten Schleimzellen zu unterscheiden, mag es auch in einzelnen Fällen nicht ganz leicht sein. Reizte ich die Drüse zu lange und zu intensiv, so traten Veränderungen ein, welche

ich für normale, für physiologische nicht mehr ansprechen konnte. Hier setzt die Uebertreibung, welche der physiologische Versuch ja immer mit sich bringt, pathologische Verhältnisse. Unter normalen Bedingungen tritt nach meinen Erfahrungen ein Zerfall, ein Losstossen von Schleimzellen nicht ein.

Diese Behauptung ist schon von vielen früheren Autoren aufgestellt worden. Die Resultate Beyers (6), des einzigen, der jenen Vorgang beschrieben hat, sind durchaus nicht einwandfrei, und ihnen steht eine grosse Anzahl gegentheiliger Befunde entgegen. Vor allem hat Ranvier (69, 70), dessen Angaben leider recht wenig beachtet worden sind, dieses Zugrundegehen der Schleimzellen bestritten, auch er lässt sich diese Zellen nur ihres schleimigen Inhalts entleeren. Alles, was Lavdowsky (49) in seiner Kritik Ranvier's in dieser Hinsicht anführt, ist hinfällig, denn er selbst hat die Zerstörung der Schleimzellen niemals beobachtet. Und wenn Lavdowsky Ranvier entgegnet, dass die von ihm zu Versuchen benutzte Gl. submaxillaris zu wenig muceinhaltig sei, so stellt er sich damit in Widerspruch zu Beyer und Heidenhain (6, 32), nach welchen man gerade an einer relativ wenig Schleimzellen führenden Drüse der Gl. sublingualis von Hund und Katze diesen Process am schönsten soll beobachten können.

Ebenso entschieden wie Ranvier erklären sich gegen das Zugrundegehen der Schleimzellen Hebold (29), Arloing und Rénaut (2), Nussbaum (60, 63), Klein (35, 36) und Stöhr (80, 87, 83). Einen vermittelnden Standpunkt nimmt Schiefferdecker (75) ein. Nach seinen Beobachtungen sollen die Schleimzellen theils zu Grunde gehen, theils wieder ihr Protoplasma regeneriren, doch hat auch er ein wirkliches Zugrundegehen nicht beobachtet. Wenn er beschreibt, dass bei einzelnen Zellen die innere Begrenzung zerrissen und unregelmässig erscheint und dann fortfährt: „Da es ferner in hohem Grade wahrscheinlich ist, dass die Zellen zu irgend einer Zeit einmal zu Grunde gehen, so wird jene Annahme noch leichter, und dass ein solches Zugrundegehen der Zellen gerade im Stadium ihrer höchsten Umwandlung stattfindet, als dann, wenn sie von dem protoplasmatischen Zustand entfernt sind, ist ja ebenfalls wahrscheinlich", so haben derartige Reflexionen doch nur einen höchst untergeordneten Werth. Die Zellen, welche in seinen Abbildungen

„sich im höchsten Grade ihrer Umwandlung" befinden, zeigen übrigens auch eine recht scharfe Begrenzung gegen das Lumen. Auf die eigenthümlichen Anschauungen, welche dieser Autor von dem Bau der Schleimzellen hat, ist hier nicht der Ort, näher einzugehen, man vergleiche nur damit die klare und präsise Beschreibung Langley's (47).

Recapituliren wir also die mitgetheilten fremden und eigenen Beobachtungen, so können wir sagen: die Annahme Heidenhain's, dass bei der Secretion Schleimzellen zu Grunde gehen, ist durch nichts erwiesen, kann aber, wie in unserem Falle, wirklich ein Losstossen von vereinzelten Schleimzellen beobachtet werden, so zeigt das Präparat auf das evidenteste, dass hier nicht mehr normale physiologische Verhältnisse vorliegen.

Der Ersatz der bei der Secretion zu Grunde gehenden Schleimzellen soll nun nach Heidenhain dadurch erfolgen, dass die Halbmondzellen in lebhafte Wucherung gerathen, sich vergrössern und an die Stelle der Schleimzellen treten. Diese Wucherung wird sogar so bedeutend, dass ein Theil der jungen Zellen als Speichelkörperchen in das Secret übergeht. Nach unseren heutigen Anschauungen kann eine Zellwucherung nur erfolgen durch Theilung des vorhandenen Zellmaterials auf dem Wege der Mitose oder Amitose. So viele Untersucher sich aber auch die Aufgabe gestellt haben, nach derartigen Vorgängen an den Halbmondzellen zu fahnden, ihre Forschungen sind sämmtlich völlig negativ ausgefallen.

Es ist das Verdienst von Bizzozero u. Vassale (7. 8), mit Hülfe einer guten Färbetechnik diesen Nachweis zuerst strict geführt zu haben. Zerner (87) kam ungefähr gleichzeitig zu demselben Resultat. Interessant ist das Raisonnement von Elsenberg (21), auch er hat nach Mitosen gesucht und natürlich keine gefunden, deshalb, sagt er, müssen sich hier die Zellen auf amitotischem Wege theilen, ohne jedoch diesen Vorgang selbst gesehen zu haben. Heidenhain führt für seine Anschauungen ausschliesslich Zupfpräparate ins Feld, ebenso Lavdowsky. Eine einwandsfreie Beurtheilung solcher ist aber in dieser Beziehung ganz unmöglich. Was als junge Randzellen beschrieben wird, kann man hier ebenso wohl als Lymphocyten

ansprechen, welche sich ja in grosser Zahl in der gereizten Drüse finden, „kleine, stark granulirte, bald einzeln liegende, bald zu Reihen verbundene Zellen". Lavdowsky (49) führte mehrkernige Zellen als Beweis an, die scheinen mir aber doch vielmehr die Unvollkommenheit seiner demonstriren Isolationspräparate zu. Nun soll nach Heidenhain für die lebhafte Zellbildung in der anhaltend thätigen Drüse das Auftreten zahlreicher Speichelkörperchen im Secret sprechen. Pflüger (67) brachte diesen Befund mit einer katarrhalischen Reizung der Wandung der Speichelgänge in Beziehung, und Stoehr (81) hat nachgewiesen, dass bei der Secretion Leukocyten durch die Wandung der Gänge durchtreten. Ich kann diese Beobachtung des letztgenannten Autors völlig bestätigen und in dieser Beziehung einige vielleicht nicht uninteressante Details bringen.

Bekanntermaassen hat Cl. Bernard nachgewiesen, dass einige Zeit nach Durchschneidung der Chorda tympani die Unterkieferdrüse in ziemlich lebhafte Secretion geräth. Bei dieser sogenannten paralytischen Secretion wird ein ziemlich schleimarmer Speichel abgesondert, der, wie Heidenhain (30, 32) bemerkt, „überaus reich" an amöboiden Körperchen ist. Von dem Gedanken ausgehend, dass sich durch die histologische Untersuchung solcher paralytischer Drüsen vielleicht Anhaltspunkte für die Beurtheilung der Function der Halbmonde ergeben würden, habe ich bei mehreren Thieren (Hunden, Katzen) theils den Nerv. lingualis resecirt, theils die Chorda in der Paukenhöhle zerstört. Die Thiere wurden in verschiedenen Zeiten 2—12 Tage nach der Operation getödtet. Ich gebe hier die Versuchsanordnung nebst histologischem Befund von einem charakteristischen Fall (Versuch *K* meines Protokollbuches) wieder, da histologische Details in dieser Frage meines Wissens nur ganz vereinzelt vorliegen.

Einem Hund, der 4 Tage gehungert hat, wird in der Morphium-Chloroformnarkose das linke Trommelfell perforirt und heisse 5 proc. Carbolsäure in die Paukenhöhle getropft. Kurz nach der Operation zeigte das Thier, wie leicht erklärlich, linksseitige Cerebellarstörungen, die sich jedoch im Verlauf von wenigen Stunden völlig verloren. In den folgenden Tagen verhielt sich das Thier absolut normal. Am 8. Tage wird dem Thier nach vorausgehendem eintägigen Hungern wiederum in Morphium-

Chloroformnarkose die rechtsseitige Gl. submaxillaris exstirpirt, welche keine besonderen Verhältnisse darbot. Dann wird in den linken Ductus Whartonianus eine Canüle eingelegt, aus der sich im Verlauf von ca. 2 Stunden mehrere Tropfen eines trüben, flockigen, nicht fadenziehenden Speichels entleerten. Die mikroskopische Untersuchung ergab zahlreiche Leukocyten im Secret. Würde nun wirklich das Auftreten der Speichelkörperchen irgend etwas mit Wucherungsprocessen in den Halbmonden zu thun haben, so hätten sich dieselben hier in ganz prägnanter Weise zeigen müssen. Doch die mikroskopische Untersuchung ergab ausschliesslich eine ganz minimale Vergrösserung der Halbmondzellen, dagegen zeigte sich das Epithel der Speicheldrüsen ganz enorm von Leukocyten durchsetzt. Man konnte hier mit Leichtigkeit die verschiedensten Formen, mono- und polynucleäre an ein- und demselben Durchschnitt durch ein Speichelrohr beobachten, ein prächtiges Object für Leukocytenstudien. In Fig. 12 gebe ich eine charakteristische Stelle eines Schnittes im Bilde wieder, das einer weiteren Erklärung wohl nicht bedarf. Wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, kann ich die Beobachtungen von Langley (46) nicht völlig bestätigen. In meinen Versuchen fanden sich die Halbmonde niemals kleiner, als in der Norm. Auch die Abnahme des Protoplasmas um den Kern der Schleimzellen herum habe ich vermisst. Die Drüsen boten allerdings weder an ihren Schleim- noch an ihren Halbmondzellen evidente Zeichen der Thätigkeit.

Aus alledem, was wir auf den vorhergehenden Seiten besprochen haben, geht unzweifelhaft hervor, dass die Gründe, welche Heidenhain für seine Hypothese von der Ersatzfunction der Halbmondzellen vorgebracht hat, einer Prüfung durch unsere modernen histologischen Methoden nicht mehr Stand halten. Man musste nach einer anderen Erklärung suchen, und dieses Problem ist von zwei verschiedenen Seiten her in Angriff genommen worden. Aus Zweckmässigkeitsgründen wende ich mich zunächst entgegen der historischen Entwicklung zur Besprechung der von Stoehr vor allem vertretenen Phasentheorie [1]).

1) Ich halte diesen von Solger (79) eingeführten Ausdruck für recht bezeichnend und werde mich auch in dem Folgenden desselben öfter bedienen.

Die Phasentheorie.

Der Begründer dieser Theorie ist nicht, wie vielfach angenommen wird, Stoehr, sondern Hebold. In seiner unter der Leitung Nussbaum's gearbeiteten Dissertation (29) tritt er den Anschauungen Heidenhain's entgegen und entwickelt dabei folgende Theorie über die Function der Halbmonde: „Ich glaube die Verhältnisse ungezwungen so auffassen zu dürfen, dass je nach der Intensität der Secretion und der verschiedenartigen Betheiligung aller Zellen einer Alveole Lunulae auftreten oder nicht und dass die Lunulae aus solchen Zellen hervorgehen, welche schon recht kräftig secernirt haben" und weiter „ob man in den Drüsen Lunulae findet oder nicht, hängt von der gleichzeitigen oder abwechselnden Betheiligung ihrer Zellen an der Secretion ab. Es wäre dann die Schleimzelle, wenn auch ein transitorisches Gebilde, doch nicht von so kurzer Lebensdauer, wie Heidenhain will. Mit einmaliger Schleimbildung ist ihr Leben nicht beschlossen. Man wird vielmehr im Anschluss an Pflüger sagen müssen, dass die verschiedenen histologischen Veränderungen sich öfter an ein- und derselben Zelle abspielen."

Der eifrigste Verfechter dieser Hebold'schen Theorie ist dann Stoehr gewesen, er hat versucht, in verschiedenen Arbeiten diese Phasentheorie zu begründen und weiter auszuführen (82, 83, 84).

Nach seiner Ansicht stellen die Halbmondzellen Schleimzellen im Ruhezustand dar, welche durch ihre sich stark blähenden, secretgefüllten Nachbarn von dem Lumen ab und an die Wand zurückgedrängt werden. „Die Bedingungen für das Zustandekommen der Randzellen liegen somit in ungleichen Secretionsphasen benachbarter Drüsenzellen." Um diese Behauptung zu beweisen, zeigt er zunächst, dass die sich vergrössernden Zellen auf ihre Nachbarn drücken und demonstrirt diesen Vorgang an drei Schnitten aus der Gl. sublingualis des Hundes. Am häufigsten soll man diesen Process an der Gl. submaxillaris von Mensch, Hund und Katze sich abspielen sehen. Diese Drüsen besitzen nach Stoehr eine einschichtige Zellauskleidung, überall da, wo die Wand zweischichtig erscheint, liegt eine Täuschung vor. Mit anderen Worten heisst das also, jede Schleimzelle reicht vom Lumen bis zur Membrana propria; da nun in der ruhenden

Schleimzelle der Kern immer am basalen Ende liegt, so darf man auch die Kerne solcher Zellen nur der Membr. propria anliegend finden. Diese Einschichtigkeit des Epithels demonstrirt der Autor dann auch an der Gl. sublingualis des Hundes.

Das unzweifelhafte Vorkommen von Schleimdrüsen ohne Halbmondbildung war natürlich für die Hebold'sche Theorie eine höchst unbequeme Thatsache, doch findet Stoehr auch dafür eine Erklärung. Die Schleimzellen der Halbmonddrüsen „kehren, wenn sie ihr Secret ausgestossen haben, wieder in den Zustand der gewissermaassen indifferenten Zelle zurück; sie bestehen dann aus geschlossener Zellsubstanz, ihr rundlicher Kern ist in die Mitte der Zelle gerückt". Die Zellen der der Halbmonde entbehrenden Schleimdrüsen „sind stabil geworden; auch im secretleeren Zustand bildet ihre Zellensubstanz noch ein Netzwerk, der Kern bleibt an der Basis der Zelle, er verändert nur seine Gestalt, nicht seinen Platz. Die Zellen der Schleimdrüsen ohne Randzellen sind weiter differenzirte, in verhältnissmässig starrere Formen geprägte Gebilde. Das ergiebt auch die Betrachtung isolirter secretgefüllter Elemente, die beiden Drüsenarten entnommen sind. Die secretgefüllten Zellen einer Randzellenschleimdrüse sind zart contourirt mit ausgebauchten, unter dem Drucke des Secrets allseitig gespannten Wandungen. Die secretgefüllten Zellen einer einfachen (randzellenlosen) Schleimdrüse haben dickere Begrenzungslinien, und diese verlaufen gerade, nicht ausgebaucht, so dass eine solche Zellen ein eckiges, nicht rundes Aussehen darbietet. Im Besitz dieser neuen Beobachtungen ergiebt sich folgendes: „Die Randzellen sind secretleere, durch secretgefüllte Zellen vom Lumen abgedrängte Drüsenzellen. Bedingungen des Zustandekommens der Randzellen sind zartwandige Elemente und ungleichzeitige Secretbildung benachbarter Drüsenzellen."

In einer in der letzten Zeit erschienenen Arbeit (84) hat dann Stoehr die Hebold'sche Hypothese gegen die von mehreren Seiten erfolgten Angriffe vertheidigt. Er bringt theils seine alten Behauptungen und Abbildungen, theils ergeht er sich in ganz vagen Hypothesen (siehe die Erörterungen auf pag. 454 über die Ausstossung des Schleims in gereizten und ungereizten

Drüsen). Das was er uns wirklich Neues bringt (Secretionscanälchen zwischen den Schleimzellen und den Zellen der Ausführungsgänge) werden wir in einem späteren Capitel einer eingehenden Kritik unterziehen.

Die Hebold'sche Phasentheorie hat einen Vertreter gefunden in Seidenmann (78), dessen Arbeit jedoch eine Menge mir ganz unbegreiflicher Angaben enthält. Er kommt in Betreff der Bildung der Halbmonde zu den gleichen Resultaten, wie Stoehr. Bemerkenswerth ist die Angabe, dass er sowohl beim Hund, als bei der Katze in der Submaxillaris in einigen Fällen nur ganz vereinzelte Randzellen angetroffen hat. Von neueren Autoren finde ich die Phasentheorie nur noch von Rawitz (71) vertreten.

Nun zur Kritik der Stoehr'schen Angaben. Zunächst sei bemerkt, dass der Autor, wie mir scheint, höchst willkürlich mit dem Begriff secretleere und secretgefüllte Zelle operirt. Würde er statt dessen sagen schleimleere und schleimgefüllte Zelle, so würde sich dagegen nichts einwenden lassen. Er erwähnt ausdrücklich, dass die Zellen der Unterkieferdrüse, und damit meint er jedenfalls die Halbmonde, seine secretleeren Zellen, „wirklich körnige Zellen" sind. Es ist also in diesen Zellen ein paraplasmatischer Stoff vorhanden, und woher weiss denn Stoehr, dass das nicht Secret ist?[1]).

Was zunächst die Behauptung anbetrifft, dass schleimgefüllte Zellen die schleimleeren Zellen vom Lumen etwas abdrängen

1) Ich will diese Gelegenheit nicht vorübergehen lassen, ohne mich mit Stoehr über einen hierher gehörigen Punkt auseinander zu setzen. Ich habe gemäss dem physiologischen Brauch die ihren Inhalt ausstossende Schleimzelle als thätig, die ihren Inhalt neubildende Zelle als ruhend bezeichnet. Das findet Stoehr „unlogisch" und will dafür die von Schiefferdecker (75) eingeführte Bezeichnung „secretgefüllt und secretleer" gesetzt haben. Ich muss mich dem gegenüber auf eine Grundanschauung der Physiologie berufen. In dieser Wissenschaft bezeichnet man ein Organ nur dann als thätig, wenn es nach aussen hin Arbeit leistet. Wenn der Muskel sich zusammenzieht, wenn die Drüse secernirt, dann ist er resp. sie thätig. Dass aber im ruhenden Muskel, in der ruhenden Drüse resp. Drüsenzelle Stoffwechselprocesse fortwährend vor sich gehen, welche in Assimilation und Umbildung von zugeführtem Material bestehen, ist ganz selbstverständlich. Trotzdem müssen wir diesen Zustand als Ruhe bezeichnen. Ruhe im Stoehr'schen Sinne existirt nicht intra vitam, das ist Tod.

können, nun dagegen ist ja im Allgemeinen nicht viel einzuwenden. Dass in halbmondfreien Zellen durch einen ähnlichen Process Bildungen entstehen können, welche entfernt an die Halbmonde der Hundesubmaxillaris erinnern, habe ich schon früher (40) gezeigt, aber solche Halbmonde oder hier besser gesagt Randzellencomplexe, wie sie die Katzensubmaxillaris uns darbietet, können durch einen derartigen Process nimmer mehr entstehen. Doch da komme ich schon auf einen weiteren Punkt in der Stoehr'schen Beweisführung zu sprechen.

Nach Stoehr ist, wie wir gesehen haben, das Epithel der Tubuli der Gl. submaxillaris von Mensch, Hund und Katze einschichtig. Alle Bilder, welche ein zweischichtiges Epithel zeigen, sind Trugbilder, die einmal entstehen durch zu dicke Schnitte und zweitens durch ungeeignete Schnittrichtung, er lässt nur reine Quer- und Längsschnitte gelten und das mit vollem Recht. Wenn Stoehr im Jahre 1887 Schnitte von 0,01 bis 0,005 mm als sehr fein bezeichnet, so mag das seine Berechtigung haben, wenn er aber im Jahre 1896 Schnitte von 10 μ als fein ansieht, so hat das denn doch einen etwas komischen Beigeschmack. Ist es uns doch heute dank unserer so ausserordentlich vervollkommneten Instrumente und Präparationsmethoden ein Leichtes, sehr viel feinere Schnitte zu erhalten. Ich verwende bei Untersuchungen über Drüsenstructur, wenn nicht besondere Gründe vorliegen, niemals Schnitte über 5 μ Dicke, recht häufig sogar solche von 3 μ und darunter.

Für die Submaxillaris des Hundes gebe ich eine Einschichtigkeit des Epithels zu, dasselbe gilt für die gleiche Drüse der Manguste. Für die Submaxillaris der Katze trifft diese Behauptung aber durchaus nicht zu. Bei den beiden oben erwähnten Thieren sind die Halbmonde, soweit man das ohne Reconstruction nach Serienschnitten beurtheilen kann, endständig, d. h. dem Ende eines jeden Tubulus resp. dessen kleiner Seitenzweige sitzt wie eine kleine oder grössere Kappe ein Halbmond auf. Dabei kommt es natürlich auch gar nicht selten vor, dass eine Halbmondzelle sich seitlich über die Basis einer Schleimzelle hinüberschiebt und dass dadurch an einer eng begrenzten Stelle eine Zweischichtigkeit des Epithels zu Stande kommt. Im Allgemeinen ist jedoch das Epithel hier einschichtig. Ganz anders liegen jedoch die Verhältnisse bei der Katze, hier steckt der Schleim-

tubulus in seinem Halbmond, oder besser gesagt, in seinem Randzellencomplex, wie der Finger in dem Handschuh, die Halbmondzellen schieben sich weit über die Schleimzellen herüber. (Siehe Fig. 14 und 16.) Es ist natürlich ein grosser Zufall, wenn bei einem 5 μ dicken Schnitt das Lumen auf eine sehr weite Strecke längs geschnitten erscheint, denn dazu verlaufen die Tubuli eben nicht gerade genug. Aber Stoehr hätte nur einmal bei der Katzensubmaxillaris Schnittserien untersuchen sollen, dann würde er wohl über die Haltlosigkeit seiner Behauptung nicht lange im Unklaren geblieben sein. Auf die Wichtigkeit solcher Schnittserien bei Beurtheilung dieser Frage hat übrigens Solger (79) vor Kurzem mit Recht aufmerksam gemacht. Ich kann also Stoehr durchaus nicht Recht geben, wenn er Küchenmeister einen Mangel „an plastischem Vorstellungsvermögen" vorwirft, mir scheint vielmehr, dass Stoehr die Submaxillaris der Katze nicht genügend studirt hat. Es ist auch eigenthümlich, dass der Autor, obwohl er an verschiedenen Stellen von dieser Drüse spricht, doch nicht eine einzige Abbildung von ihr gegeben hat. Für die menschliche Submaxillaris hat Solger (79) die Zweischichtigkeit des Epithels überzeugend nachgewiesen.

Wie steht es nun mit Stoehr's Behauptung, dass die Zellen der halbmondlosen Schleimdrüsen stärkere Wandungen haben und in „starrere Formen geprägt" sind, wie die der Halbmonde führenden Schleimdrüsen. Aus den von ihm abgebildeten isolirten Zellen ist das erstere jedenfalls nicht zu ersehen, die Zellen aus der Zungenschleimdrüse des Kaninchen haben so dicke oder dünne Wandungen in seinen Figuren, wie die aus der Gl. submaxillaris des Hundes. Einen diesbezüglichen Unterschied habe ich an keinem meiner zahlreichen Präparate constatiren können. Stoehr hat zu seinen Isolationen 5proc. neutrales chromsaures Ammoniak verwendet; ob dieses Mittel die Zellwand gänzlich unverändert lässt, ist doch noch sehr die Frage, und ob es in dem einen Fall genau so wirkt, wie in dem andern, ist wohl schwer zu eruieren.

Was nun gar die Form der isolirten Zellen anbetrifft, so wird mir jeder, der einmal derartige Isolationspräparate gemacht hat, zugeben, dass darauf kein allzugrosser Werth zu legen ist. Im Uebrigen habe ich höchst selten so bauchige Zellen gesehen, wie sie Stoehr aus der Hundesubmaxillaris zeichnet. Ich gebe

in Fig. 20 einige Zellen im Bilde wieder, wie man sie in der genannten Drüse meistens findet. Als Macerationsmittel benutzte ich dabei den Ranvier'schen Drittelalkohol und Jodserum, die sich beide für diesen Zweck recht gut eignen. Fast ganz dieselben Zellformen findet man in der Retrolingualis des Igels, die keine Halbmonde enthält.

Wie verhält sich nun der von mir mitgetheilte Befund an der Gl. submaxillaris der Manguste zu der Heidenhain'schen Hypothese? Wir haben hier Schleimzellen in der characteristischen Form von Halbmonden angeordnet, welche unzweifelhaft secerniren, denn wir sehen das Secret direct aus ihnen hervorquellen und sich in das Lumen der Tubuli ergiessen. Diese Schleim-Halbmondzellen sind aber erst im Beginne ihrer Thätigkeit, denn man sieht nirgends Zellen, welche ihren Schleim schon völlig ausgestossen haben. Auch Form und Lage der meisten Kerne deutet die erste Phase der Secretion an. Würden wir hier der Phasentheorie entsprechend die die Hauptmasse des Tubulus bildenden Zellen für solche ansprechen, welche ihren Schleim bereits ausgestossen haben, so gerathen wir gleich mit der Theorie in Widerspruch, denn hier wären die schleimgefüllten Zellen von den schleimleeren Zellen an die Wand gedrängt worden. Wir vermögen also diesen Befund mit jener Theorie nicht in Einklang zu bringen.

In Bezug auf die Arbeit von Seidenmann kann ich mich kürzer fassen; er bestätigt im Allgemeinen die Angaben Stoehr's; dass aber den Mittheilungen des Autors nicht allzu grosses Gewicht beizumessen ist, scheint mir aus dem folgenden hervorzugehen. An den Drüsen der Zungenwurzel von Hund und Katze hat er im Gegensatz zu allen anderen Autoren niemals Halbmonde gefunden, und auch an der Submaxillaris hat er bei diesen Thieren in einigen Fällen nur ganz vereinzelte Randzellen angetroffen. „Der Grund, weshalb ich an der Orbitaldrüse und zum Theil auch an der Submaxillardrüse entweder keine oder nur sehr spärliche Randzellen angetroffen habe, dürfte wohl in dem Umstand zu suchen sein, dass ich die gesunden, meist im Hungerzustande befindlichen und vorher in keiner Weise gereizten oder gewaltsam gefesselten Thiere meistentheils durch Eingiessen mehrerer Gramme einer starken Cyankaliumlösung in den Rachen sehr schnell getödtet habe, während die Untersuchungen der früheren Forscher meistens an Thieren vorgenommen sein dürften, die kurz

vorher gefüttert oder zum Zwecke der Tödtung stark gefesselt worden waren.“ Ich möchte doch sehr daran zweifeln, dass die früheren Untersucher, wenn sie Drüsen in der Ruhe untersuchen wollten, ihre Thiere kurz vorher gefüttert haben. Es ist ferner wirklich schade, dass uns Seidenmann keine näheren Angaben mittheilt, wie er Katzen ohne Fesselung Cyankaliumlösung in den Rachen gegossen hat; ich habe das niemals probirt. Doch habe ich, nur der Controle wegen, Hunde in dieser Weise getödtet, was übrigens ohne Anwendung einer Schlundsonde auch nicht gut möglich ist. Viel besser und fasst ebenso rasch kommt man zum Ziel, wenn man den Thieren solche Cyankaliumlösung subcutan injiciert, eine Application, die ausserdem viel einwandsfreier sein dürfte. In allen diesen Fällen, selbstverständlich wurden nur Hungerthiere verwendet, wurden die Halbmonde in der Submaxillaris der genannten Thiere nicht nur nicht vermisst, sondern sie waren so zahlreich vorhanden, dass ein Uebersehen ganz unbegreiflich erscheint. Charakteristisch für die Objectivität und die Beweiskraft der Seidenmann'schen Abhandlung ist auch, dass er keine einzige Abbildung von einer solchen merkwürdigen ungereizten Submaxillaris giebt, sondern nur die gereizten Organe uns im Bilde vorführt.

Ich kann nicht umhin zuzugestehen, dass vor einigen Jahren, als ich anfing mich mit dem Baue der Speicheldrüsen zu beschäftigen, die Hebold'sche Hypothese etwas ungemein Bestechendes für mich hatte, je tiefer ich aber in den Gegenstand eindrang und je mehr ich die Drüsen verschiedener Thiere kennen lernte, um so mehr überzeugte ich mich von der Unhaltbarkeit jener Theorie. Auch in dem Vorhergehenden glaube ich dargethan zu haben, dass es weder Stoehr noch Seidenmann gelungen ist, vollwichtige Beweise für ihre Anschauungen beizubringen.

Wir wenden uns nun zur Besprechung der dritten und letzten Theorie, welche man über die Function der Halbmonde aufgestellt hat.

Die Theorie von der specifischen Function der Halbmonde.

Ungefähr um dieselbe Zeit, im Jahre 1873, kamen von Ebner und Asp zu der Ueberzeugung, dass die Heidenhain'sche Ersatztheorie nicht zur Begründung aller Erscheinungen genüge und stellten unabhängig von einander die Hypothese auf, dass

die Halbmondzellen von den Schleimzellen functionell verschieden seien.

von Ebner (16, 17) war es gelungen, in der Zunge Schleimdrüsen zu finden, welche vollständig der Halbmonde entbehrten, hier konnte also ein Ersatz der zu Grunde gehenden Schleimzellen durch Halbmondzellen nicht statthaben. Er fand ferner in der Submaxillaris des Meerschweinchens Alveolen mit rein serösen und solche mit rein mucösen Zellen. Da nun die Halbmondzellen sich wie die serösen Zellen durch ihren hohen Gehalt an Eiweiss auszeichnen und er zwischen jenen Zellen durch Injection seine Ausführungscanälchen nachweisen konnte, so kommt er zu folgender Anschauung über die Function der Halbmonde. „Viel wahrscheinlicher ist, besonders wenn man die an den Labdrüsen von Heidenhain und Rollett neuerlich aufgedeckten Einrichtungen berücksichtigt, dass man es an der Hundesubmaxillaris mit zweierlei dauernden Secretionszuständen zu thun habe, die man an der gereizten Drüse wegen äusserlicher Uebereinstimmung nicht mehr von einander unterscheiden kann. Unter dieser Voraussetzung muss man nothwendig annehmen, dass das Secret der Halbmondzellen normaler Weise auf Wegen zwischen den Schleimzellen oder längs der Membrana propria zwischen den Zellen des Schaltstückes hindurch fliessen kann."

Asp (3, 4.) theilt die Speicheldrüsen in zwei Gruppen ein, zu der ersten Gruppe gehört die Submaxillaris aller untersuchten Thiere, mit Ausnahme der des Kaninchens. Sie enthalten zwei Arten morphologisch und chemisch von einander unterscheidbarer Zellen; die Mucinzellen lassen eine bestimmte Begrenzungsmembran nicht erkennen, sie entsprechen den Hauptzellen der Fundusdrüsen. Die zweite Zellart bezeichnet er wegen ihrer chemischen Eigenschaften als Albuminzellen, sie entsprechen den Belegzellen der Fundusdrüsen und finden sich immer in Gruppen vereinigt, welche der Membrana propria in der Form der sogen. Lunulae anliegen. Zu der zweiten Art von Speicheldrüsen gehört die Parotis aller untersuchten Thiere, sie enthält ausschliesslich Albuminzellen.

Arloing und Renaut kommen durch Reizungsversuche an der Submaxillaris des Pferdes und Esels und Färbung der Schnitte in Hämatoxylin-Eosin zu der Auffassung, dass beide Zellarten verschieden sind „Cette expérience, répétée avec des résultats comparables, montrent donc: 1) que les cellules

muqueuses de la sous-maxillaire ne se détruisent pas en fonctionnant; 2) que ces cellules, en redevenant granuleuses, ne prennent pas les caractères histochimiques des cellules de la calotte, mais gardent les leurs propres; 3) il suit de là que les cellules granuleuses analogues à celles des glandes à ferment, ont une individualité propre et ne sont pas les formes embryonnaires des cellules mucipares".

Auch Langley (45, 47) ist ein eifriger Verfechter dieser Anschauungen, er präcisirt seinen Standpunkt in folgender Weise: „With regard to the breaking up of mucous cells, I am inclined, as far as the salivary glands are concerned, to think that such a breaking up is not a normal incident in secretion. The demilune cells, which are considered by Heidenhain to be destined to form mucous cells seem to me to correspond with the cells, which make up the whole of the alveol in a serous gland. If we compare different salivary glands, we find that we can form a series with a mucous gland at one end and a serous gland at the other and between these all stages of glands of intermediate structure — i. e., with alveoli containing one or two „mucous" and the rest „serous" cells; when the „serous" cells are few they are pressed into the form of a demilune by the pressure of the growing „mucous" cells.

Bufalini (15) untersuchte die Gl. submaxillaris nach Durchschneidung der Chorda. Er fand Halbmonde und Schleimzellen gleichmässig verkleinert. Die Halbmondzellen zeigten den gleichen Bau, wie die Fermentzellen anderer Drüsen und sollen deshalb das Ptyalin des Speichels secerniren. Zu ähnlichen Resultaten soll nach einer Angabe Heidenhain's (32) auch Garel (25) gekommen sein.

Für die nächste Folge sind dann diese Anschauungen etwas in den Hintergrund getreten, hauptsächlich wohl durch den Einfluss der Hebold'schen Phasentheorie, und sie haben erst wieder einen mächtigen Aufschwung genommen, als es Ramón y Cajal gelang (68), durch die Anwendung der Golgi'schen Methode auf die Speicheldrüsen die schon lange gekannten, aber fast in Vergessenheit gerathenen Secretionscapillaren zu neuem Leben zu erwecken. Retzius (72) gebührt das Verdienst zuerst die allgemeine Aufmerksamkeit auf diese Gebilde gelenkt zu haben. In Bezug auf die Function der Halbmonde

äussert er sich folgendermaassen: „Aus der obigen Darstellung geht also sicher hervor, dass die Drüsengänge mit reichlich verzweigten Enden in den Giannuzzi'schen Halbmonden wurzeln. Daraus lässt sich entnehmen, dass die Drüsengänge Secret aus den Halbmonden aufnehmen. Die Zellen der Halbmonde sind deshalb als echte Secretionszellen zu betrachten. Dadurch wird ihre viel besprochene Function in ein helleres Licht gestetlt und die bekannte Hypothese über ihre Natur von „Ersatzzellen" der schleimabsondernden Zellen der Alveolen in den Hintergrund geschoben. Wahrscheinlich sind sie, nach ihrer granulirten Beschaffenheit zu schliessen, den Zellen der serösen Speicheldrüsen nahe zu stellen und als ein seröses Secret absondernde Zellen aufzufassen."

Laserstein (48) fand die Cajal-Retzius'schen Resultate bestätigt, er sah auch in den gereizten Drüsen die Secretionscapillaren, mittelst der Golgimethode dargestellt, unverändert. Ihre Anwesenheit spricht entschieden für die secretorische Thätigkeit der Halbmonde.

Nachdem ich dann gezeigt hatte (40), dass man die Secretionscapillaren weit besser als mit der Golgimethode mit der Heidenhain'schen Eisenalaun-Hämatoxylinmethode darstellen kann, haben Müller und Küchenmeister ihre diesbezüglichen Resultate an verschiedenen Speicheldrüsen bekannt gegeben. Beide Forscher kommen ungefähr zu demselben Resultat.

Müller[1]) (57, 58) äussert sich folgendermaassen: „Diese

1) In der letzten der beiden genannten Arbeiten ist Müller ein kleiner historischer Irrthum untergelaufen, den ich hier richtig stellen möchte; er sagt nämlich pag. 319: „Erst von Cajal und Retzius mit aller Bestimmtheit vermittels der Golgi'schen Methode in den Speicheldrüsen festgestellt, sind diese Bildungen (Secretcapillaren) in auf gewöhnliche Weise fixirten und gefärbten Präparaten von mir (Om inter- och intracellulära Körtegångar. Stockholm. Samson och Wallin 1894) gesehen worden. Damals beschrieb ich die Capillaren als theils in den Zellen selbst verlaufend. Durch fortgesetzte Studien kam ich (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45) inzwischen zu dem Resultate, dass die Bildungen intercellulär gelegen sind. Später haben Krause in den serösen Speicheldrüsen, Küchenmeister in den mucösen sie als intracellulär liegend beschrieben." Dieses später kann sich, was meine Person betrifft, aber doch nur auf Müller's erste in schwe-

Präparate beweisen also noch mehr, als die mit der Golgi'schen Methode gewonnenen, erstens dass beide Zellarten sowohl die Schleimzellen, als auch die Halbmonde secerniren und zweitens, dass der Secretionsmechanismus — d. h. die Weise, in welcher das in den Zellen gebildete Secret ausgestossen wird — in den Schleimzellen und in den Zellen der Giannuzzi'schen Halbmonde sehr verschieden ist. In den erstgenannten tritt das Secret in das Hauptlumen der Drüsengänge hinaus; in den Zellen der Halbmonde dagegen nimmt es erst die Form von in den Zellen gelegenen, sehr charakteristischen Tropfen (Secretvacuolen) an, welche sich danach in feine, nur in den Halbmonden befindliche Capillaren entleeren. Diese Befunde, den Secretionsmechanismus betreffend, mit der verschiedenen Structur der Zellen zusammengestellt, scheinen mir mit Nothwendigkeit zu fordern, dass wir — in Uebereinstimmung mit der, so viel ich weiss, zuerst von v. Ebner ausgesprochenen Ansicht, welcher die Forscher, die mit der Golgi'schen Methode arbeiteten, sich angeschlossen haben — die Schleimzellen und die Zellen der Halbmonde als verschiedene Zellarten, als Bildungen sui generis betrachten, welche weder durch Entwicklungszustände (Heidenhain u. a.) noch durch functionelle Stadien (Stoehr u. a.) mit einander in Verbindung stehen, sondern in morphologischer, wie in physiologischer Hinsicht Elemente eigener Art sind." Der Verfasser sagt zwar kurz vorher: „Die verschiedene Structur der Schleimzellen und der Zellen der Halbmonde tritt gut hervor", über die Details dieser Verschiedenheit spricht er sich jedoch nicht aus.

---

discher Sprache erschienene Abhandlung beziehen, da seine zweite deutsche Arbeit später, als die meinige erschienen ist. In wieweit Müllers Behauptung auf seine erste Arbeit zutrifft, vermag ich jetzt nicht zu entscheiden, da mir die betreffende Abhandlung hier nicht zugänglich ist. Soviel ich mich aber erinnere (ich habe die Abhandlung vor zwei Jahren in Händen gehabt), hat Müller ausser der Golgimethode damals noch die Altmann'sche, also im Wesentlichen dieselbe Fixationsmethode verwendet und von Speicheldrüsen nur die serösen untersucht. Ich habe ferner auch nicht nur die Secretcapillaren, wie Müller angiebt, in den serösen Drüsen beschrieben, sondern auch in einer rein mucösen, der Retrolingualis des Igels und ausserdem ausdrücklich erwähnt, dass man dieselben Gebilde auch in den Halbmonden sowohl mit der Eisenalaun-Hämatoxylinmethode, als auch mit der Biondimethode zur Darstellung bringen kann.

Küchenmeister[1]) (41) betont, dass die Halbmondzellen den gleichen Bau wie die Zellen der serösen Drüsen zeigen und schliesst daraus und aus dem Vorkommen von Secretionscanälchen in den Halbmonden, dass die letzteren die serösen Antheile der Schleimspeicheldrüsen bilden.

In allerletzter Zeit ist dann eine recht gründliche, auch die Literatur ziemlich vollständig berücksichtigende Arbeit von Solger (79) erschienen. Er glaubt, dass die Divergenz der Meinungen in Betreff der Function der Halbmonde eher geschlichtet worden wäre, wenn man auch die Uebereinstimmung der sogenannten Halbmonde mit den serösen Drüsenzellen mehr berücksichtigt hätte. Er zeigt dann auch in seiner Abhandlung, dass die Halbmondzellen von massenhaften Einlagerungen durchsetzt sind. „Die stark lichtbrechenden Tropfen oder Granula heben sich sehr scharf von den matten Kugeln der Schleimzellen ab. Die Ausstattung mit Secrettropfen von ganz gleichem Aussehen, wie sie in den rein serösen Tubulis vorkommen, ist eines der Merkmale, welches die „Halbmonde" neben den Secretionsröhrchen und den Basalfilamenten, von welchen gleich die Rede sein wird, mit den Drüsenzellen der rein serösen Drüsen theilen. Ich werde weiter unten noch mehr Belege dafür beibringen, dass die Halbmonde nichts Anderes sind als seröse Drüsenzellen; die mit Halbmonden ausgestatteten Drüsentubuli gehören demnach, wie die Fundusdrüsen des Magens, zu derjenigen Kategorie von Drüsen, die mit Epithelzellen zweifacher Art ausgestattet sind." Der einzige neue Beweis, den Solger für seine Anschauungen beibringt, besteht darin, dass er nachweist an Serienschnitten der menschlichen Submaxillaris, dass ein mit Randzellen bekleideter Schleimtubulus in einen serösen Tubulus übergeht, und das ist nach meiner Ansicht allerdings ein Factum von nicht zu unterschätzender Bedeutung.

Nach dieser, wie ich glaube, ziemlich vollständigen Uebersicht über die einschlägige Literatur wollen wir nun zu dem

1) Wenn K. betont, dass man die Secretionscapillaren auch sehr gut vermittels Hämatoxylin-Kaliumbichromat nach R. Heidenhain darstellen könne, so kann ich ihm darin nur Recht geben. Ich habe die fraglichen Gebilde zuerst im Jahre 1893 an nach dieser Methode hergestellten Präparaten in den Halbmonden gesehen.

Haupt- und Kernpunkt unseres Themas übergehen und uns die Frage vorlegen:

Sind die Halbmondzellen secernirende Elemente?

Um den Beweis für eine bejahende Antwort auf diese Frage zu führen, stehen uns verschiedene Wege offen.

Einmal könnten wir nachzuweisen versuchen, dass die Halbmondzellen Einrichtungen aufweisen, welche auf die Abführung eines etwaigen Secrets berechnet sind.

Zweitens würde es für die secretorische Function dieser Gebilde sprechen, wenn dem lebenden Thiere eingeführte Stoffe (Farbstoffe oder leicht nachweisbare Reagentien) in den Halbmondzellen selbst und in ihren Ausfuhrwegen angetroffen würden.

Drittens, und dies wäre wohl der strickteste Beweis, könnte man nachzuweisen versuchen, dass morphologisch gut charakterisirte Gebilde, welche normalerweise sich in den Halbmondzellen finden und Secretionsmaterial darstellen, in den Ausführungsgängen, dem Lumen der Tubuli oder den Secretionscanälchen angetroffen würden.

Viertes müsste auf dem Wege der Secretanalyse festgestellt werden, dass bei den verschiedenen Thieren der Gehalt des Submaxillarsecrets an den Bestandtheilen, welche in den Halbmondzellen secernirt werden sollen, wächst mit der stärkeren Ausbildung der Halbmonde.

Suchen wir nun in dem Folgenden diesen vier Punkten näher zu treten.

Die Halbmonde enthalten Bildungen, welchen wir die Aufgabe zuschreiben müssen, Secret abzuführen.

Dieser erste Punkt unserer Beweisführung bietet wohl die geringsten Schwierigkeiten. Ganz abgesehen von den älteren Injectionsresultaten ist es gelungen, vermittels der Golgimethode und dann mittels sichereren und einwandsfreieren Methoden in den Halbmonden feine, drehrunde Canälchen darzustellen, welchen wohl die Aufgabe zuzuschreiben sein dürfte, Secret aus jenen Complexen abzuführen. Solche Secretionscanälchen finden wir vor allem in den meisten serösen Drüsen, wir finden sie aber auch in andersartigen Drüsenzellen, vor allem dann, wenn dieselben durch irgend welche Umstände von dem Drüsenlumen abgedrängt worden sind.

Nun hat man aus dem Vorkommen von Secretionscanälchen in den serösen Zellen und dem Nichtvorkommen in den Schleimzellen einen in dieser Beziehung fundamentalen Unterschied zwischen den beiden Zellarten herausfinden wollen. Ich kann mich dieser Anschauung nicht anschliessen und muss sagen, dass die Secretionscanälchen ebensowohl in Schleim- als in serösen Zellen sich finden können. Ich habe das bereits in einer früheren Arbeit (40) nachgewiesen und konnte jetzt meinen früheren Beobachtungen eine weitere anreihen, das constante Vorkommen von Secretionscanälchen in den Schleimhalbmonden der Mangustensubmaxillaris.

In einer vor Kurzem erschienenen Arbeit hat auch Stoehr (84) den Nachweis zu führen gesucht, dass das Vorkommen der Secretcapillaren absolut nichts Specifisches für seröse Zellen ist, dass auch die Schleimzellen der Katzensubmaxillaris Secretionscanälchen besitzen, und er hat damit bewiesen, dass alle Voruntersucher weniger glücklich oder gut gearbeitet haben, als er. Sehen wir uns die Arbeit einmal etwas näher an, die Resultate verlohnen ja der Mühe. Zunächst arbeitet Stoehr mit der Golgimethode, obgleich es „feinere" Methoden giebt. Selbst eine Nachprüfung seiner Resultate mit solchen „feineren" Methoden unterlässt er und er stimmt doch von Brunn (14) „vollkommen bei, dass es die nächste Aufgabe ist, die Resultate der Golgischen Methode mit denen der tinctoriellen in Einklang zu bringen." Er zeigt uns, dass um die gereizte Zelle herum ein ganzer Hohlraum liegt mit Schleim gefüllt, in welchem die Zelle gleichsam schwimmt. Wir sind also wieder um so weit gekommen, wie wir zu Zeiten von Giannuzzi und Boll waren, nur dass die damaligen Untersucher doch vorsichtiger in der Beurtheilung ihrer Resultate waren. Eigenthümlich ist, dass sich von der Fläche dieser geschwärzte Schleim in Form von Punkten, auf dem Längsschnitt in Form einer schwarzen Linie präsentirt. Allerdings kommen daneben auch noch drehrunde Capillaren vor. Wenn man sich die Abbildungen Stoehr's ansieht, muss man sich fragen, ob denn dem Autor niemals der Gedanke gekommen ist, dass er hier weiter nichts als Silberniederschläge zwischen den geschrumpften Zellen vor sich habe. Es ist doch wirklich ein nicht zu verkennender Unterschied zwischen echten Secretionscapillaren und den schwarzen Strichen, welche Stoehr um seine

Schleimzellen herum zeichnet. Besonders Fig. 9 der Stoehr-schen Tafel zeigt uns in dieser Beziehung ganz merkwürdige Dinge.

Aber nicht allein zwischen den Schleimzellen, nein auch zwischen den Epithelzellen der Speichelgänge hat unser Autor die Secretionscapillaren nachgewiesen. Von diesem Befunde kann sich „die von Merkel vertretene Lehre" wohl keine sehr grosse Stütze versprechen. Stoehr hat hier die Kittstreifen imprägnirt und da ja alles, was schwarz ist, Secretcapillaren darstellt, so haben wir sie auch hier. Aus meinen Fig. 23 und 15 wird sich der Autor wohl überzeugen, wie wenig Aehnlichkeit Kittstreifen und Secretcapillaren mit einander haben.

Wie von einer grossen Anzahl von Forschern mit den verschiedensten Methoden nachgewiesen ist, enthalten also die Halbmonde Secretionscanälchen, und es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass diese Gebilde auch wirklich Secret befördern, denn überall da, wo man diese Gebilde mit Sicherheit nachgewiesen hat, handelt es sich auch um unzweifelhaft secernirende Elemente, Zellen der Parotis, des Pankreas, Belegzellen der Fundusdrüsen und in manchen Schleimzellen. Der Grund, weshalb nicht alle Schleimzellen und nicht alle serösen Zellen Secretionscanälchen besitzen, ist vorläufig noch nicht aufgeklärt.

Gelingt es, in die Blutbahn des lebenden Thieres eingeführte Farbstoffe oder Reagentien in den Halbmonden oder deren Secretionscanälchen nachzuweisen?

Es liegen in dieser Beziehung nur ganz vereinzelte, eigentlich nur eine einzige positive Ausgabe vor. Zerner (87) erhielt nach Injection des viel benutzten indigschwefelsauren Natrons in die Blutbahn des lebenden Thieres und Reizung der Chorda stark blauen Speichel, der Farbstoff fand sich sowohl in den Speichelröhren, als auch in den Ausführungsgängen, dabei konnte Zerner deutlich den Farbstoff auch in den Halbmondzellen beobachten, besonders bei Reizung des Sympathicus.

Eckhard (18) vermisst dagegen den Farbstoff in den Drüsentubuli und lässt ihn nur durch die Zellen der Ausführungsgänge ausgeschieden werden.

Ebenso wie Mislawsky und Smirnow (55) habe auch ich niemals eine nennenswerthe Ausscheidung von indigschwefel-

saurem Natron in zahlreichen Versuchen beobachtet, höchstens zeigte in dem einen oder anderen Versuch der entleerte Speichel einen ganz leicht blauen Schimmer, und die mikroskopische Untersuchung ergab keine nachweisbaren Spuren in den Epithelien.

Lieberkühn hat vor Jahren angegeben, dass Alizarin durch die Speicheldrüsen ausgeschieden würde. Ich habe nun eine ganze Collection von Alizarinen und Alizarin ähnlichen Farbkörpern daraufhin untersucht, jedoch auch hier niemals einen nennenswerthen Erfolg gehabt.

Aehnlich ging es mir mit einer Reihe anderer Theerfarben. Nur einmal erhielt ich eine ziemlich intensive Ausscheidung eines Farbstoffs. Es handelte sich um ein aus den Höchster Farbwerken stammendes Präparat, als Eosin-Kali bezeichnet. Da ich damals noch nicht den Farbstoff zu fixiren vermochte, war ich auf die Untersuchung frischer Schnitte allein angewiesen und diese ergab nur eine diffuse Röthung der gesammten Epithelien. Das gleiche Präparat, später von derselben Fabrik bezogen, erwies sich als stark giftig und deshalb unbrauchbar.

Es lag dann nahe, Jodverbindungen zur physiologischen Injection zu verwenden, die ja bekanntermaassen mit dem Speichel ausgeschieden werden und die den nicht zu unterschätzenden Vortheil bieten, dass sie mit Palladiumchlorid, einem ganz brauchbaren Fixationsmittel eine charakteristische Reaction liefern. Ich injicirte den Versuchsthieren Jodnatriumlösungen in der verschiedensten Concentration und Menge. Der Canülenspeichel ergab schon sehr bald die Jodreaction, doch die fixirte Drüse zeigte nur eine ganz diffuse Bräunung der Epithelien.

Aus dem Mitgetheilten geht hervor, dass wir unsere zweite Frage bis jetzt noch nicht mit Bestimmtheit bejahen können, denn die Zerner'schen Resultate bedürfen erst noch der Bestätigung.

Ist es möglich, das Secret der Halbmondzellen in den Secretionscanälchen, dem Lumen der Tubuli oder den Ausführungsgängen nachzuweisen?

Gelingt es uns, diese Frage in wirklich einwandsfreier Weise zu bejahen, so kann wohl ein Zweifel an der secretorischen Thätigkeit der Halbmonde nicht mehr bestehen.

Man könnte einmal hier die Resultate der Golgimethode

ins Feld führen. Bekanntermaassen gelingt es mittels dieser Methode einen Niederschlag in den Präparaten zu erzeugen, welcher das Lumen der Ausführungsgänge, der Tubuli und der Secretionscanälchen ausfüllt. Es fragt sich nun, was schwärzt sich hier? Auf diese Frage antwortet Stoehr (84), der fertige, ausgestossene Schleim, „nicht geschwärzt werden dagegen die Vorstufen des Schleims und das intracelluläre Secret". Dass die in den Halbmonden verlaufenden Secretcapillaren sich schwärzen, erklärt der Autor so, dass sich hier noch Reste von Secret auf der Oberfläche und in den Vertiefungen der Zelle sich finden. Jeder, der diese Secretcapillaren einmal an Golgi- oder anderen Präparaten gesehen hat, wird mir zugeben, dass das eine durch nichts gerechtfertigte Hypothese ist, die den Thatsachen einfach Gewalt anthut. Wenn dem wirklich so wäre, wie Stoehr will, so müsste man auf der Zelle, die von ihren „sich blähenden Nachbarn" „ausgequetscht" wird, ganz unregelmässige Streifen und Flecken zu sehen bekommen. Statt dessen aber finden wir distincte, drehrunde Canäle, welche alle nach der Spitze der Halbmonde führen und eine gewisse Regelmässigkeit in ihrem Verlauf nicht verkennen lassen. Wenn der Autor angiebt, dass sich intracellulares Secret nicht schwärzt, so steht das nicht im Einklang mit der Retzius'schen Arbeit, aus der Stoehr übrigens eine Figur copirt[1]), denn Retzius zeichnet und beschreibt ausdrücklich Bildungen, welche intracellulär gelegen sind, die Secretvacuolen, und vergleicht dieselben mit den von Kupffer beschriebenen Secretvacuolen der Leberzellen.

So leicht, wie Stoehr will, ist nach meiner Ansicht, die Frage nach der Natur der sich schwärzenden Substanz nicht zu beantworten. Liegt denn überhaupt da, wo ein Silberniederschlag entsteht, auch immer eine besondere spezifische Substanz? Ich glaube, dass man diese Frage nicht so ohne Weiteres bejahen kann, denn es können recht wohl erst bei der Vorbehandlung durch Schrumpfung der Zellen Spalträume entstehen, in welchen dann bei der Behandlung mit der Silberlösung Nieder-

1) Stoehr hat zufällig unter den Figuren der Retzius'schen Tafel diejenige ausgewählt, welche möglichst wenig Secretvacuolen zeigt; eine war allerdings auch hier vorhanden, erscheint aber in der Stoehr'schen Copie nicht wieder.

schläge entstehen. Dass dem so ist, hat Stöhr durch seine Resultate ganz einwandsfrei bewiesen. Wir finden in Präparaten, welche mittels anderer Methoden fixirt und gefärbt sind, z. B. niemals Spalträume zwischen den Schleimzellen der Katzensubmaxillaris. Mir will auch scheinen, dass es nicht der Schleim an und für sich ist, der sich hier schwärzt, sondern dass erst noch etwas zu diesem Schleim hinzukommen muss, damit er sich schwärzt. Ich gründe diese Vermuthung, und nur als solche möchte ich sie bezeichnen, auf folgende Beobachtungen. Am leichtesten lässt sich das System der Ausführungsgänge nach Golgi immer in den rein serösen Drüsen darstellen, etwas schwieriger ist dies schon in den Schleimdrüsen mit Halbmonden und niemals ist es mir wenigstens gelungen in reinen Schleimdrüsen, z. B. in der Retrolingualis des Igels. Ob dies wirklich auch immer und bei anderen Thieren der Fall ist, weiss ich nicht, es interessirt mich das auch weniger, da ich der Golgimethode auch heute noch für derartige Untersuchungen eine nur untergeordnete Bedeutung zuschreibe.

Dass es Halbmonde giebt, welche unzweifelhaft secerniren, beweist der von mir beschriebene Fall von der Mangustensubmaxillaris. Hier bestehen aber die Halbmonde aus Schleimzellen und es kann somit dieses Factum jetzt nicht in Betracht kommen.

Fast alle jene Forscher, welche den Halbmonden eine besondere Function zuschreiben und in ihren Zellen granuläre Inhaltsmassen beobachtet haben, geben an, dass diese Granula während der Secretion verschwinden, d. h. ausgestossen werden. Wenn nun auch das Verschwinden den Ausstossungsprozess so gut wie sicher annehmen lässt, so hat doch, so weit ich die vorliegenden Angaben überblicke, noch niemand diese Granula selbst im Lumen der Secretionscanälchen gesehen, und das liegt wohl daran, dass jene granulären Gebilde, welche in den Halbmondzellen im lebensfrischen Präparat leicht zu beobachten sind, bei normaler Secretion noch innerhalb der Zelle gelöst werden und dann in den Canälchen nicht mehr nachzuweisen sind.

Es ist mir jedoch in einem Falle gelungen solche Gebilde, welche man in der ruhenden Halbmondzelle beobachten kann, in dem Lumen der Secretionscanälchen wieder zu finden. Es handelt sich um die zuerst von Retzius (72) beschriebenen sogen. Secretvacuolen, ein wie mir scheint, nicht glücklich gewählter

Name (ich werde später noch des Näheren auf diese Gebilde zurückzukommen haben). Diese Secretvacuolen nun hat Müller (57) als einen constant vorkommenden Bestandtheil der menschlichen Submaxillaris nachgewiesen, und ich kann seine Angaben in dieser Beziehung völlig bestätigen. In einer durch Operation entfernten [1]) menschlichen Submaxillaris, von welcher sofort kleine Stückchen in Sublimat fixirt worden waren, fand ich nämlich jene Secretvacuolen nicht nur in den Zellen der Halbmonde, sondern auch massenhaft in dem Lumen der Secretionscanälchen liegen, und man konnte mit grösster Leichtigkeit alle Phasen des Ausstossungsprozesses verfolgen. Ich bemerke ausdrücklich, dass die Drüse, welche wegen einer in ihrer unmittelbaren Nähe gelegenen malignen Geschwulst exstirpirt worden war, wenigstens in den von mir untersuchten Stückchen absolut normale Verhältnisse aufwies. In Fig. 8 gebe ich die Abbildung eines Schnittes, welcher die Vacuolen in den Canälchen zeigt. Die Vacuolen waren von ziemlich verschiedener Grösse und fanden sich auch in den serösen Tubuli fast in jedem Secretionscanälchen in grosser Zahl, in dem Lumen der Schleimtubuli dagegen nur in ganz verschwindender Anzahl und dann immer nur da, wo der Schleimtubulus in den Halbmond resp. den serösen Tubulus übergeht. Es liegt dies wohl daran, dass diese Secrettropfen, denn um weiter nichts handelt es sich, hier sich in dem übrigen Secret lösten.

Man könnte mir vielleicht erwidern, dass diese Gebilde künstlich, etwa durch das Messer aus den Zellen herausgerissen worden wären. Diese Möglichkeit ist jedoch hier absolut ausgeschlossen, denn dafür sind die Gebilde zu zahlreich in den Secretionscanälchen und zwar nur hier und in dem Anfang der Schleimtubuli gelegen. Wären sie durch das Messer herausgerissen, so müssten sie sich auch an anderen Stellen, sagen wir in den benachbarten Schleimzellen oder in dem intertubulären Gewebe sich finden.

Ich glaube, dass durch diesen Befund die secretorische

---

1) Ich verdanke diese, sowie noch zwei weitere menschliche Unterkieferdrüsen der Freundlichkeit des Herrn Privatdocenten Dr. Tietze in Breslau, dem ich an dieser Stelle meinen besten Dank für seine Bemühung ausspreche.

Thätigkeit der Halbmond zweifellos bewiesen und zum ersten Mal ad oculos demonstrirt worden ist.

Allerdings kann man sich der Einsicht nicht verschliessen, dass die Secretion in diesem Falle keine völlig normale war, denn sonst wäre es ja gar nicht einzusehen, weshalb man diese Secretvacuolen nicht häufiger in den Secretionscanälchen findet. So fiel die Untersuchung von zwei anderen menschlichen Unterkieferdrüsen in dieser Beziehung völlig negativ aus, obgleich die Vacuolen sich in den Zellen recht gut präsentirten. Eine Erklärung liesse sich hier leicht finden. Die ziemlich umfangreiche Geschwulst kann recht wohl eine abnorme Blutversorgung der Drüse verschuldet oder einen abnormen Nervenreiz gesetzt haben. In weitere Speculationen, die vielleicht an die interessanten Untersuchungen von Mislawsky und Smirnow (54, 55) anknüpfen könnten, will ich mich hier nicht einlassen, da mir der Operationsbefund nicht genügend bekannt ist.

Ich glaube in dem Vorstehenden dargethan zu haben, dass wir die dritte und wichtigste Frage unserer Beweisführung völlig bejahen können und die Behauptung zu Recht besteht: Mögen die Halbmondzellen, wie dies meist der Fall ist, den Charakter der serösen Zellen, oder wie es weit seltner zu beobachten ist, den der mucösen Zellen tragen, immer lässt sich zeigen, dass sie echte secernirende Elemente sind.

Wir wenden uns nunmehr zu dem vierten und letzten Punkt in unserer Beweisführung.

Wächst mit dem Gehalt einer Drüse an Halbmondzellen auch der Gehalt des Secrets an den Bestandtheilen, welche muthmaasslich in jenen Zellen secernirt werden?

Wenn wir in die Beantwortung dieser Frage eintreten, so drängt sich uns zunächst die andere Frage auf: Was secerniren die Halbmondzellen? Diese Frage ist von den verschiedenen Untersuchern sehr verschieden beantwortet worden. Wir können die hier in Betracht kommenden Arbeiten in zwei Gruppen eintheilen; nach der einen werden durch die Halbmondzellen anorganische, nach der anderen organische Stoffe ausgeschieden.

Zur ersten Gruppe gehört die Arbeit von Laserstein

(48), dieser Autor stellt die Vermuthung auf, dass die Halbmonde die Secretion von Wasser und Salzen besorgen. Einen Beweis dafür hat er nicht beigebracht. A priori ist diese Vermuthung im höchsten Grade unwahrscheinlich, denn wir haben oben gesehen, dass sich in den Halbmondzellen, körnchen- und tropfenartige Gebilde finden, welche bei der Secretion ausgestossen werden, und welche wir unmöglich für Gebilde anorganischer Natur ansprechen können.

Die Verfechter der zweiten Anschauung sondern sich wiederum in zwei Gruppen; die einen schreiben den Halbmonden die Aufgabe zu, organische Körper abzusondern, denen die Fähigkeit zukommt, Stärke in Zucker zu verwandeln, also ein saccharificirendes Ferment zu liefern, die anderen endlich lassen die Halbmondzellen einfach Eiweiss oder Eiweisslösungen secerniren.

Als Vertreter der ersteren Anschauung wären zu nennen Nussbaum, Buffalini, Garel und Mislawsky und Smirnow.

Nussbaum (59, 60, 61, 62, 63) von dem wohl dieser Gedanke zuerst ausgesprochen worden ist, fand, dass sich in allen den Drüsen, welche Ferment ausscheiden, gewisse Zellen bei der Behandlung mit Ueberosmiumsäure stark bräunen. Er hatte diese Beobachtung zunächst aus der Submaxillaris des Kaninchens gemacht, in welcher sich jene Zellen bekanntermaassen zwischen Ausführungsgang und eigentlichen serösen Tubulus eingeschaltet finden. Das Secret dieser Drüse soll nach seiner Angabe stark saccharificirende Eigenschaften besitzen, das ist jedoch von Grützner (28) und Langley (44) ganz entschieden bestritten worden, auch nach Schiff (76) und den Beobachtungen vieler anderer Autoren findet sich im Secret jener Drüse kein solches Ferment. Beim Hund, der als Carnivore jenes Fermentes nicht bedarf, findet sich dasselbe auch nicht im Secret, und deshalb kommen die Halbmonde auch nur in sehr reducirter Form vor; sie functioniren für gewöhnlich nicht, „entwickeln sich trotzdem mit derselben Constanz, wie beispielsweise die Gl. thyreoidea". Wenn der Autor sagt: „Die Glandula submaxillaris des Schweins und die Parotis des Rindes liefern keine zuckerbildenden Extracte. In Uebereinstimmung damit fehlen in den Alveolen dieser Drüsen diejenigen Zellen, welche in fermenthaltigen Organen durch Ueberosmiumsäure geschwärzt wer-

den", so kann ich diesem anatomischen Befunde in Bezug auf die erstgenannte Drüse durchaus nicht zustimmen. Die Submaxillaris des Schweins besitzt sehr schön ausgebildete, allerdings nicht sehr grosse, aber dafür ausserordentlich zahlreiche Halbmonde, die die granulären Einlagerungen sehr schön zeigen (Fig. 11). Nach Nussbaum soll jene Drüse ganz den Bau der Thränendrüse aufweisen. Ich vermag mir diese Angabe gar nicht zu erklären, denn die Submaxillaris des Schweins zeigt so deutlich den Bau einer Schleimdrüse mit Halbmonden, dass mir eine andersartige Deutung kaum denkbar erscheint. Und die Thränendrüse ist doch gerade ein Paradigma für rein seröse Drüsen. Die Halbmonde in der Schweinesubmaxillaris werden auch schon von Kunze (43) erwähnt. Viel ist allerdings aus den ziemlich unklaren Aeusserungen dieses Autors nicht zu entnehmen.

Die sich in der Literatur findenden Angaben über die saccharificierende Wirkung des Submaxillarspeichels differiren ausserordentlich. Schultze-Baldenius (77) hat die Extracte der Unterkieferdrüsen folgender Thiere daraufhin untersucht: Katze, Hund, Schwein, Pferd, Rind, Kalb, Schöps, Ziege, Reh, Bär, Igel, Kaninchen, Ratte, Maus, Meerschwein und Eichhorn. Von allen diesen Extracten erwies sich ausschliesslich das der Meerschweinsubmaxillaris wirksam. Auch die Ueberosmiumsäure ist nach seinen Untersuchungen kein Reagens auf Ferment in dem Sinne von Nussbaum, denn die Kaninchensubmaxillaris enthält durch Osmium geschwärzte Zellen und liefert kein Ferment, und die Parotis desselben Thieres enthält keine geschwärzten Zellen und liefert reichlich Ferment.

Nach Astaschewsky (5) hat der Submaxillarspeichel der Katze stärker saccharificirende Wirkung, als der des Hundes, und der letztere wirkt wiederum viel kräftiger, als der des Schafes.

Ellenberger und Hofmeister (19, 20) arbeiteten mit Drüsenextracten und fanden das Extract beim Schwein wirksamer, als beim Hund, am wenigsten wirksam zeigte sich auch hier das Extract beim Schaf. Nach Schiff (76) wirkt der Submaxillarspeichel der Katze auf Stärke fast gar nicht.

Wenn wir für unsere Zwecke aus allen diesen Angaben das Facit ziehen, es können wir jedenfalls mit Bestimmtheit sagen,

dass mit zunehmender Zahl und Grösse der Halbmonde nicht der Gehalt des Speichels an saccharificirendem Ferment steigt, denn übereinstimmend wird angegeben, dass das Submaxillarsecret des Schafes fast gar nicht wirksam ist, die Unterkieferdrüse dieses Thieres zeigt aber die Halbmonde in sehr starker Entwicklung. Die Nussbaum'sche Hypothese ist also in dieser Beziehung nicht bewiesen.

Wir kommen schliesslich zu der letzten Hypothese: den Halbmonden kommt die Aufgabe zu, die Albuminate des Speichels abzusondern. Dagegen spricht nach meiner Ansicht bis jetzt keine einzige Thatsache.

Zunächst zeigen die Halbmondzellen mit den Zellen der Eiweissdrüsen ausserordentlich weitgehende Uebereinstimmung im Bau, wie das ja schon von den verschiedensten Seiten betont worden ist. In den Maschen ihres protoplasmatischen Netzwerks finden sich Granula, welche hier genau dieselben Reactionen liefern, wie dort. Bei Reizung der Drüsennerven werden diese Granula ins Lumen ausgestossen und gehen in das Secret über. Da diese Thatsachen als absolut sicher bezeichnet werden dürfen, so müssen wir auch im Secret neben dem Schleim Albuminate finden und zwar muss der Gehalt an diesen Eiweisskörpern wachsen, je stärker die Halbmonde in den betreffenden Drüsen entwickelt sind.

Leider liegen bis jetzt nur wenige genaue Angaben über den Gehalt an Albuminaten in dem Submaxillarspeichel der verschiedenen Thiere vor. Ich habe in der Literatur diesbezügliche Angaben nur gefunden für den Hund (Kühne 42), die Katze (Heidenhain 30), das Pferd (Ellenberger und Hofmeister 19) und das Schaf (Heidenhain 30), aber sie genügen für unsere Zwecke völlig. Beim Hund und Pferd sind die Halbmonde ziemlich klein, deshalb ist auch der Gehalt ihres Submaxillarsecrets an Albuminaten ein sehr geringer. Die Unterkieferdrüse von Katze und Schaf aber enthält viel grössere Halbmonde, und demgemäss ist auch der Gehalt ihres Secrets an Albuminaten ein sehr viel beträchtlicher.

Leider ist es ausserordentlich schwierig, von reinen Schleimdrüsen ohne Halbmonde Secret in einer für genaue Analysen genügenden Menge zu erhalten, und es liegen meines Wissens hierüber keine Angaben vor.

Fassen wir alle Momente zusammen, so können wir mit Bestimmtheit sagen, dass die Halbmondzellen secernirende Elemente sind und dass ihnen die Aufgabe zufällt, Albuminate abzusondern. Für die letztere Behauptung sprechen alle bis jetzt bekannten Thatsachen, und nichts spricht dagegen.

Man könnte gegen die secretorische Function der Halbmondzellen im Allgemeinen eigentlich nur einen Einwand geltend machen, und das wäre der Umstand, dass sich die Halbmondzellen bei Reizung des Nerven nicht verkleinern, wie dies die Schleimzellen und die Zellen der serösen Drüsen thun, sondern sich im Gegentheil vergrössern. Darauf ist zu erwidern, dass diese Vergrösserung niemals eine sehr hochgradige ist, ebenso wie sich auch die Zellen der Eiweissdrüsen bei der Reizung bei Weitem nicht so stark verkleinern, wie dies die Schleimzellen unter gleichen Verhältnissen thun. Ausserdem habe ich bei meinen Versuchen an der Submaxillaris der Katze immer die Beobachtung gemacht, dass sich die Halbmondzellen nur in den ersten Stadien der Reizung vergrössern und dann wieder kleiner werden. Aber wir sehen ja ganz dieselben Erscheinungen auch an Zellen, welche unzweifelhaft secerniren, z. B. an den Belegzellen der Fundusdrüsen und den Hauptzellen der Pylorusdrüsen. Andererseits haben Engelmann(22) und Stricker und Spina(85) gezeigt durch Untersuchung am lebenden Object, dass sich die Zellen der Nickhautdrüsen des Frosches während der Reizung beträchtlich vergrössern. Wir können also jenem Einwand keine Bedeutung zuschreiben.

Zahl und Grösse der Halbmonde bei verschiedenen Thieren.

Es kommt mir nun noch darauf an zu zeigen, wie an dem mir zu Gebote stehenden Material Zahl und Grösse der Halbmonde in der Glandula submaxillaris sich verhalten. Wir können in der That die Unterkieferdrüse der verschiedenen Thiere in eine Reihe anordnen so, dass am Anfang ein Vertreter mit ganz überwiegenden Schleimzellen und minimalen Eiweisszellen, an dem anderen ein solcher mit überwiegenden Eiweisszellen und minimalen Schleimzellen steht. Meist ist die Anordnung der beiden

Zellarten in der Submaxillaris eine derartige, dass auf die Zellen des Schaltstücks zunächst folgen die Schleimzellen und dann die Eiweisszellen den Schluss bilden. Ist die Zahl der letzteren gering, so bilden sie Halbmonde, wächst aber dieselbe, so reihen sich an die Schleimzellen die Eiweisszellen an, eine einfache Fortsetzung des Tubulus bildend. In seltenen Fällen sehen wir jedoch die umgekehrten Verhältnisse, da folgen auf die Zellen des Schaltstücks zunächst die Eiweisszellen, und den Beschluss bilden die Schleimzellen, welche dann, insofern sie in geringer Zahl auftreten, auch in die Form der Halbmonde gepresst werden.

Mein diesbezügliches Material erstreckt sich auf folgende Thiere: Hund, Katze, Manguste, Bär, Schwein, Schaf, Gazelle, Affe und Mensch.

Die kleinsten und dabei sehr sparsam entwickelten Halbmonde, welche ich kenne, besitzt der Bär. Es stand mir nur ein Exemplar von Ursus malayanus zur Verfügung. Fig. 13 zeigt einen Schnitt durch die Submaxillaris dieses Thieres. Der Tubulus ist etwas schräg geschnitten und zeigt an drei Stellen seitlich aufsitzende sehr kleine Halbmonde. Nach jedem Halbmond sieht man vom Lumen aus einen feinen Canal ziehen. Die Drüse befand sich augenscheinlich in Thätigkeit; dafür spricht das Aussehen der Schleimzellen, von welchen eine ihren Inhalt bereits völlig ausgestossen hat. Ihr Körper besteht aus einem deutlichen Protoplasmanetzwerk mit eingelagerten Körnchen. Andere Zellen sind noch völlig mit Schleim angefüllt und wieder andere bilden die Verbindungsglieder zwischen diesen beiden Extremen.

Hieran reiht sich der Hund, bei ihm sind die Halbmonde etwas grösser, als beim Bär und zum Unterschied von ihm ausschliesslich endständig. Mit Sicherheit liesse sich die letzte Behauptung allerdings nur auf dem Wege der Reconstruction beweisen. Auf eine nähere Darstellung der schon so oft und gut beschriebenen Hundesubmaxillaris kann ich hier wohl verzichten.

Auf den Hund folgt in unserer Reihe das Schwein, dessen Halbmonde nur wenig grösser, aber sehr viel zahlreicher sind. Sie sitzen auch nicht mehr nur wie eine Kappe dem Ende eines jeden Tubulus auf, sondern umscheiden einen grösseren Theil des Tubulusendes (Fig. 11).

Eng daran schliesst sich die Katze, nur dass die Halbmond-

zellen hier noch grösser geworden sind und lange Strecken des Tubulus umgeben. Besonders gross und schön entwickelt sind diese Gebilde bei jungen, 3—6 Monate alten Katzen, wo sie auch im Hungerzustand oft die Schleimzellen an Grösse übertreffen (Fig. 16). In den Schleimzellen der Submaxillaris erwachsener Katzen findet man übrigens eigenthümliche Gebilde, welche ich mir bis jetzt noch nicht zu erklären vermag. Es sind diese kleine runde Lücken, die nicht selten von normal gefärbtem Protoplasma umgeben sind und die den Eindruck eines quergeschnittenen Rohres machen. Untersucht man jedoch diese Gebilde in mehreren auf einander folgenden Schnitten, so sieht man, dass es sich nicht um Canälchen, sondern um hohlkugel- oder cylinderförmige Lücken handelt. In schwach oder mässig gereizten Drüsen sind sie noch gut zu sehen, bei starker Reizung dagegen verschwinden sie.

Ausserordentlich instructive Bilder ergiebt auch die Betrachtung der Submaxillaris von Schaf (Fig. 24, 26) und Gazelle (Fig. 25). Hier sind nämlich die Halbmonde ähnlich wie bei der Katze über einen grossen Theil des Tubulus verbreitet, sie bilden aber nicht wie dort eine zusammenhängende Schicht, sondern erheben sich allenthalben wie kleine Kuppen über die Aussenfläche des Tubulus, und die Tubuli zeigen uns oft Bilder, die recht sehr an die Fundusdrüsen des Magens erinnern, nur dass hier an Stelle einer Belegzelle eine Gruppe von drei, fünf oder mehr Zellen tritt. Dieses Verhalten bringt es dann auch mit sich, dass in den Schnitten sehr zahlreiche quergeschnittene Tubuli zu treffen sind, welche ausschliesslich aus serösen Zellen bestehen.

Bei der Submaxillaris des Menschen müssen wir etwas länger verweilen. Dieselbe ist von jeher als gemischte Drüse bezeichnet worden, d. h. als eine Drüse, die neben Schleimtubuli seröse Tubuli enthält. Wir können nach meinen Befunden drei verschiedene Arten von Tubuli in der menschlichen Submaxillaris unterscheiden. Einmal finden wir, wie Fig. 6 zeigt, dass sich an die Zellen des Schaltstücks ein Schleimtubulus anschliesst, dessen Seitenzweigen nach verhältnissmässig kurzem Verlauf je ein typischer Halbmond aufsitzt und ihren Abschluss bildet. In anderen Fällen (Fig. 12) ordnen sich die Halbmondzellen am Ende der Schleimtubuli mehr in die Reihe der Schleimzellen ein,

der Halbmond streckt sich und wird, wie das schon von Solger (79) gezeigt worden ist, zum serösen Tubulus. Im dritten Falle endlich (Fig. 7), und diesen Bau zeigte die Mehrzahl der Tubuli, schliessen sich an die Schaltstückzellen direct die Zellen des serösen Tubulus an. Ich habe auf Grund dieser Befunde das Schema Fig. 10 der menschlichen Submaxillaris construirt, das den thatsächlichen Verhältnissen wohl ziemlich entsprechen dürfte. Natürlich muss man sich die Haupttubuli viel reichlicher mit Seitenzweigen besetzt denken.

Bei den Affen, es standen mir je zwei Exemplare von Macacus, Cercopithecus und Cynocephalus zur Verfügung, treffen wir ganz ähnliche Verhältnisse, wie beim Menschen, ganz dieselben Uebergänge, nur dass hier die mucösen Antheile der Tubuli stärker entwickelt sind, als dort.

An das Ende unserer Reihe müssen wir die Submaxillaris der Mangusten stellen, hier sind die Schleimzellen ebenfalls stark reducirt, aber sie zeigen noch die Eigenthümlichkeit, dass sie an das Ende der serösen Tubuli verlagert und in Halbmondform zusammengedrängt sind.

Der Sprung von der menschlichen Submaxillaris zur Mangustensubmaxillaris ist allerdings ein recht grosser, es fehlt hier eine Drüse, bei welcher auf die Schaltstückszellen seröse Zellen folgen, an die sich dann Schleimtubuli anschliessen. Bis jetzt ist mir ein derartiger Fall noch nicht bekannt, doch zeigt uns die Submaxillaris des Igels, wie ich sie früher beschrieben habe (40), schon etwas Aehnliches. Hier schliessen sich an die Schaltstückszellen wirklich seröse Zellen. Auf sie folgen dann Zellen, welche mit Schleimzellen grosse Aehnlichkeit haben, aber kein Mucin secerniren. Vielleicht dürfte durch spätere Untersuchungen auch diese Lücke noch ausgefüllt werden.

Ich glaube hiermit mein Thema ziemlich erschöpft zu haben und möchte die Resultate dieser Arbeit in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Alle diejenigen Schleimdrüsen, welche neben den Schleimzellen noch halbmondartige Bildungen enthalten, müssen wir, wie die Submaxillaris des Menschen, zu den gemischten Speicheldrüsen zählen, deren Aufgabe es ist, neben dem Schleim noch Albuminate abzusondern. In der Halb-

mondbildung selbst können wir nur einen Vorgang von untergeordneter, topographischer Bedeutung sehen. Sind die serösen Zellen spärlich entwickelt und stehen am Ende der Schleimtubuli, so werden sie in die Form von Halbmonden gepresst. Das gleiche Schicksal erleiden die Schleimzellen, wenn sie in geringer Zahl am Ende der serösen Tubuli gelagert sind.

Ueber das Verhalten der Secretionscanälchen zu den Drüsenzellen und die sog. Secretionsvacuolen.

Die älteren Forscher, welche die Secretionscanälchen mittels Injection vom Speichelgang aus dargestellt hatten, waren sich darüber einig, dass die Röhrchen ausschliesslich zwischen den Zellen, resp. zwischen ihnen und der Membr. propria verlaufen, nur darüber herrschten Meinungsverschiedenheiten, ob die Canälchen Netze bilden oder blind endigen.

Heute liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt, einerseits wird wohl Niemand mehr daran zweifeln, dass die Secretionscanälchen blind endigen, andererseits verlegen die einen das blinde Ende der Canälchen zwischen, die anderen in die Zellen.

Retzius (72) liess die Canälchen im Wesentlichen zwischen den Zellen verlaufen und sich nur ihre tropfenförmigen Anhänge in die Zelle selbst einsenken. Laserstein (48), welcher ebenfalls ausschliesslich mit der Golgimethode arbeitete, lässt in den Eiweissdrüsen die Canälchen in die Zellen eindringen, „da die Gänge bis in die unmittelbarste Nähe des Zellenkerns und bis in dessen Niveau sich verfolgen lassen". Für die Halbmonde kann er zu keiner bestimmten Entscheidung kommen, da hier die Zellen zu klein und ihre Grenzen zu undeutlich sind.

Ich hatte bereits im Jahre 1892 (39) darauf hingewiesen, dass man den in der Drüsenhistologie mit der Golgimethode erzielten Resultaten kein allzu grosses Gewicht beimessen dürfe[1]), und wie sehr ich damit im Recht war, beweist die vor Kurzem erschienene Arbeit von Braus (13). Bekanntlich hatte Retzius (73) behauptet, dass die Leber, wie man seit den epochemachenden

1) Diese Bemerkung ist die Ursache eines ebenso heftigen, als ungerechtfertigten Ausfalls von E. Müller gegen mich geworden (56).

Untersuchungen von Hering und Eberth allgemein annahm, keine netzförmig tubulöse Drüse sei, sondern dass die Gallencapillaren in ihrer weitaus grössten Mehrzahl blind endigen. Kölliker (38) hat dann diese Behauptung für Maus und Kaninchen bestätigt. Braus hat nun nachgewiesen, dass die Retzius'schen Resultate auf mangelhafter Imprägnation beruhen und dass sich in der ganzen Wirbelthierreihe, mit Ausnahme der Cyclostomen vielleicht, die Gallencapillaren netzförmig verbinden. Wenn nun zwei in der Anwendung der Golgimethode so überaus erfahrene Forscher, wie Retzius und Koelliker, solche Misserfolge zu verzeichnen haben, wie vorsichtig muss man dann erst die Resultate mindergeübter Forscher beurtheilen.

Ich habe dann für die Darstellung der Gallencapillaren und später (40) für die der Secretionscapillaren in den Speicheldrüsen die Biondimethode und die Heidenhain'sche Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung empfohlen und nachgewiesen, dass die Secretionscapillaren innerhalb der Drüsenzellen endigen. Müller (57, 58) und Küchenmeister (41) haben sich dann derselben Methoden bedient, kommen aber zu verschiedenen Resultaten. Während Müller ausschlisslich für intercellularen Verlauf eintritt, schliesst sich Küchenmeister meinen Anschauungen an. Von neueren Untersuchern wären noch zu erwähnen Stoehr (84) und Solger (79). Der erstere scheint der ganzen Frage kein erhebliches Interesse beizumessen, er arbeitet wiederum nur mit Golgimethode und entscheidet sich für intercellularen Verlauf. Der letztere ist zu einem bestimmten Resultat in dieser Frage überhaupt nicht gekommen.

Ich gebe zu, dass diese Frage nicht ganz leicht zu entscheiden ist, sie lässt sich jedoch mit Sicherheit entscheiden. Selbstverständlich müssen die in Betracht kommenden Präparate sehr distinct gefärbt sein. Sowohl die Secretionscapillaren, als auch die Zellgrenzen müssen deutlich hervortreten. Für diesen Zweck halte ich nun die Heidenhain'sche Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung für weniger geeignet als die Biondimethode; die erstere lässt wohl die Secretionscapillaren sehr schön aus dem Gesammtbild hervortreten, es gehen jedoch die Zellgrenzen häufig schon im Beginn des Differenzirungsprocesses verloren. Die Biondifärbung aber macht beides, Secretionscapillaren und Zellgrenzen gleich deutlich.

Wie können wir nun den Beweis führen, dass eine Secretionscapillare auf einer gewissen Strecke ihres Verlaufs intracellular gelegen ist. Müller (57) giebt uns darauf die Antwort: „Der einzige, wirklich stichhaltige Beweis für eine intracelluläre Lage wäre der Nachweis, dass eine Capillare direct neben dem Kern läge“ und fügt gleich hinzu, dass er derartige Bilder niemals gesehen habe. Nun, einer seiner Vorgänger ist in dieser Beziehung glücklicher gewesen. Bei Laserstin (48) lese ich folgenden Passus: „Mit Herrn Prof. Langendorff bin ich der Ansicht, dass die Endästchen nicht nur zwischen den Epithelien verlaufen, sondern dass sie in den Zellleib hineingehen, da die Gänge bis in die unmittelbarste Nähe des Zellkerns und bis in dessen Niveau sich verfolgen lassen.“

Ich habe genau dieselben Beobachtungen an den Speicheldrüsen der verschiedensten Thiere gemacht. Man wird dieses Verhalten der Secretionscapillaren in vielen der von mir heute und früher gebrachten Abbildungen erkennen, ich verweise heute besonders auf Fig. 15, einen Schnitt aus der Submaxillaris der Katze. Hier sieht man in den beiden Halbmonden die Canälchen unter starker Schlängelung die Zellen durchsetzen, so dass dasselbe Canälchen uns zweimal einen Querschnitt präsentirt. Würden diese Gebilde wirklich nur intercellulär verlaufen, so müssten daraus höchst eigenthümliche Zellgrenzen resultiren, wie man sie niemals auch nicht im Isolationspräparat zu sehen bekommt. In dem Halbmond erscheint ausserdem der Capillarquerschnitt dicht neben dem Kern, so dass der Beweis, den Müller verlangt, auch hier völlig erbracht ist.

Es giebt aber einen Beweis, der noch viel untrüglicher ist, wie der vorherige und das ist die Betrachtung isolirter und gutgefärbter Zellen. Ich empfehle dazu recht kleine Stückchen in Jodserum oder Drittelalkohol zu maceriren. Man färbt dieselben dann durch mit sehr verdünntem Böhmer'schem Hämatoxylin oder noch besser nach der Methode von R. Heidenhain mittelst chromsauren Kali und Hämatoxylin. Nachdem die Stückchen in verdünntem Glycerin mit der Nadel grob zerzupft sind, können die Zellen durch starkes Schütteln im Reagensrohr sehr gut isolirt werden. Ein grosser Nachtheil dieses Verfahren, der hier jedoch nicht von Belang ist, besteht darin, dass die Färbung im Glycerin sehr bald, oft schon nach Wochen völlig verbleicht.

In solchen Präparaten nun lassen sich Schleim- und Halbmondzellen sehr leicht und scharf von einander unterscheiden. In den Halbmondzellen findet man recht häufig die Canälchen und kann durch Heben und Senken des Tubus auf das Bestimmteste die intracellulare Lage dieser Gebilde constatiren. Ein Irrthum ist aber hier bei einer einzelnen, isolirten Zelle ganz ausgeschlossen. Ich habe bereits früher eine derartige Abbildung gebracht, in der Fig. 21 wird man diese Verhältnisse, so gut das meiner Zeichenkunst möglich war, wiederum dargestellt finden von einem anderen Object.

Die Frage nach dem inter- oder intracellularen Verlauf der Secretionscanälchen in den Speicheldrüsen ist damit für mich erledigt. Zunächst liegen die Canälchen meist intercellulär, treten jedoch in ihrem weiteren Verlauf vielfach in die Zellen selbst ein. Ob alle Canälchen auch intracellulär endigen, ist natürlich sehr schwer nachzuweisen. Ich halte es jedoch für sehr wahrscheinlich.

Ich komme nun zur Besprechung der sogenannten Secretvacuolen. Zuerst hat sie wohl Retzius (72) in den Speicheldrüsen beschrieben nach Behandlung der Drüsen mittelst der Golgimethode. Sie sollen als kleine Tröpfchen in den serösen Zellen liegen und mit der Secretcapillare durch einen feinen Stiel häufig in Verbindung stehen, Laserstein (48) hat sie ebenfalls gesehen, ist jedoch im Zweifel, ob es sich um präexistirende Gebilde oder Kunstproducte handelt. Müller (57, 58) hat sie dann auch mit der Eisenalaun-Hämatoxylinmethode in den verschiedensten Speicheldrüsen demonstrirt. Ueber das was man unter einer Secretvacuole zu verstehen hat, scheinen mir aber zu verschiedenen Zeiten verschiedene Auffassungen bei diesem Autor geherrscht zu haben. In seiner Abhandlung „Ueber Secretcapillaren“ lese ich über die fraglichen Gebilde folgendes: „Ausserhalb der Capillarenwand sieht man in einigen Präparaten runde, von der übrigen Zellsubstanz gut abgegrenzte Bildungen, welche wohl die zuerst von Retzius in den Speicheldrüsen nach Behandlung derselben mit der Golgi'schen Methode gesehenen Secretvacuolen sind. In meinen Präparaten sind sie durch ihre regelmässig runde Form, durch ein anderes Lichtbrechungsvermögen als das der übrigen Zellsubstanz und eine blaue Wandschicht von ganz demselben Aussehen wie diejenige

der Secretcapillaren charakterisirt. Einige berühren die Wand der Secretcapillare, stehen aber nicht mit dem Lumen desselben in Verbindungen; andere sind durch eine grössere oder kleinere Oeffnung mit ihm verbunden. So kann man Secretvacuolen sehen, welche mittelst einem kleinen durchbrochenen Stiele mit der Secretcapillare in Verbindung stehen; ein anderes Mal ist die Verbindung breit und die Vacuolen präsentiren sich als wahre Divertikula der Secretcapillare. Es ist klar, dass dieses verschiedene Aussehen der Secretvacuolen durch eine ungleiche Entwickelung bedingt ist. Nach ihrer ersten Entstehung sind die Vacuolen kreisrund, durch die gefärbte Wandschicht von der Umgebung getrennt. Später öffnen sie sich in die Secretcapillare und entleeren ihren Inhalt in dieselbe[1]). Immer liegen sie in der nächsten Nähe der Secretcapillaren oder auch direkt an der Wand des Hauptlumens, in welches sie sich später öffnen[1]). Die Menge der Secretvacuolen variirt in den verschiedenen Präparaten sehr, wahrscheinlich in Folge der verschiedenen Secretzustände."

Der Autor schildert uns also hier die fraglichen Gebilde als wirkliche Vacuolen, wie wir sie etwa bei den Protozoen antreffen, welche bestimmte Stoffe, hier Secrete aufnehmen und durch Contraction nach aussen entleeren. Ganz anders in der letzten Publication, hier äussert sich der Autor folgendermaassen (58): „Die in diesen hellen Zellen vorhandenen ungefärbten Körner gehen direct in die Secretvacuolen über, um als fertig gebildetes Secret in die Secretcapillaren bezw. Lumina der Drüsentubuli ausgestossen zu werden", und an anderer Stelle: „Durch meine Untersuchung fixirter, wie frischer Schnitte von der Kaninchen-Submaxillaris glaube ich festgestellt zu haben, dass in dieser Drüse zwei Zellarten vorkommen, welche durch ihren Gehalt an verschiedenen Körnern verschieden sind: die einigen nehmen mit grosser Begierde Farbstoffe an und erscheinen in frischen Präparaten stark lichtbrechend; die anderen bleiben stets ungefärbt und sehen im frischen Zustande viel heller aus. Beide sind eng aneinander gebunden; diese gehen durch Wachsthum und Assimilation aus jenen hervor und wandeln

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

sich ihrerseits in fertige Secretvacuolen um.“ Hier haben wir also weiter nichts mehr als einen Tropfen Secret, welcher von der Zelle ausgestossen wird, und dieses Gebilde hat auf den Namen Vacuole überhaupt keinen Anspruch [1]). Es charakterisirt sich nur dadurch, dass seine peripheren Schichten durch unsere Fixationsmittel anders fixirt werden, als sein Inneres, woraus man wohl auf einen chemischen Unterschied zwischen beiden Substanzen schliessen darf. Derartige Ringgranula, wie sie Altmann genannt hat, finden sich übrigens noch in anderen Drüsen, z. B. in den Leberzellen vieler Thiere. Erwähnt zu werden verdient noch, dass Müller, obgleich er des öfteren davon spricht, das Ausstossen seiner Secretvacuolen anscheinend in eigenen Präparaten nie beobachtet hat, wenigstens beschreibt und zeichnet er nirgends etwas derartiges.

„Vacuolen oder genauer secretfreie Lücken“ hat auch Solger (79) gesehen und schreibt ihr Zustandekommen wesentlich den fixirenden Flüssigkeiten zu. „Das Secretionsmaterial tritt zunächst in kleineren Tropfen oder Körnern auf, die in gewissen Reagentien sich fixiren lassen. Indem mehrere dieser Vorstufen zu einem grösseren Tropfen zusammenfliessen, erleidet ihre Substanz eine Aenderung, die am frischen Präparat nicht, wohl aber am fixirten Object zu erkennen ist, sie löst sich in den fixirenden Flüssigkeiten, und so entsteht eine rundliche Lücke.“ Er hat also im Gegensatz zu Müller und mir an diesen Secretvacuolen keine gefärbte Wandschicht beobachtet, obwohl er unter anderem auch mit Sublimatfixation gearbeitet hat. Seine Formalinvacuolen erscheinen ausserordentlich viel grösser, als die von Müller und mir beobachteten. Viel ist aus den Abbildungen Solger's in dieser Beziehung nicht zu entnehmen, nur so viel scheint mir sicher zu sein, dass es sich hier um etwas ganz Anderes handelt, vielleicht um ähnliche Gebilde, wie sie Müller (58) aus der Parotis von Hund und Katze zeichnet.

1) Ganz beiläufig möchte ich hier bemerken, dass ich im April des vorigen Jahres also reichlich fünf Monate vor dem Erscheinen der citirten Arbeit den Autor bei seiner Anwesenheit in Berlin auf das Unzutreffende des Ausdruckes „Secretvacuole“ aufmerksam machte und ihm meine Präparate demonstrirte, in welchen die ausgestossenen „Secretvacuolen“ im Lumen der Secretcapillaren zu sehen waren.

Sind die Stäbchenzellen der Speichelröhren secernirende Elemente?

Pflüger (65) hat zuerst eine Art von Secretion an den Stäbchenepithelien der Speichelröhren beschrieben, er beobachtete nämlich auf dem centralen Ende jener Zellen Tropfen, welche in das Lumen hineinragen und schloss, dass es sich um secernirende Zellen handelt. Die Erscheinung, dass auf Epithelzellen Tropfen stehen, deren Inhalt meist aus Körnchen und Fäden besteht, kann man an den verschiedensten Orten beobachten. Hier handelt es sich aber nicht etwa um einen Secretionsprocess, sondern um Verwendung von ungeeigneten Fixationsmitteln, wie dies Sauer (74) neuerdings für die Nierenepithelien überzeugend nachgewiesen hat.

Merkel (53) hat dann ebenfalls den Nachweis zu führen gesucht, dass die Stäbchenzellen secernirende Elemente darstellen. Er beobachtete an ihnen während der Secretion Veränderungen und schrieb ihnen die Aufgabe zu, die Salze des Speichels, vor allem die Kalksalze, abzusondern. Die Resultate Merkel's haben jedoch einer Nachprüfung nicht Stand gehalten, ihr chemischer Theil ist von Werther (86), ihr histologischer Theil von Lazarus (51) widerlegt worden.

Zerner (87) scheint der erste gewesen zu sein, der einen Secretionsvorgang an jenen Zellen beobachtet hat. Bei seinen Injectionsversuchen wurde das indigschwefelsaure Natron durch jene Zellen aufgenommen und in das Lumen ausgestossen. Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangte auch Eckhard (18).

Ich habe dann die Veränderung der Speichelröhrenepithelien in der Parotis des Igels während der Thätigkeit der Drüse beschrieben (40).

Die vollständigsten Befunde haben jedoch Mislawsky und Smirnow (55) erhalten. Sie beobachteten an den Gangzellen der Parotis im Wesentlichen ähnliche Vorgänge, wie ich, welche auf eine Ausstossung der in jenen Zellen enthaltenen Körnchen hinauslaufen. Wenn die Verfasser in ihrer Arbeit schreiben: „Wenn man alles Gesagte in Betracht zieht und das verschiedene Verhalten der Granula der Speichelröhrenzellen und der Alveolenzellen zur Färbung nach Altmann mit berücksichtigt, so lässt sich mit Wahrscheinlichkeit schliessen, dass die

genannten Zellbestandtheile der Alveolar- und der Speichelröhrenzellen unter einander verschieden sind und verschieden functioniren", so kommen sie hier zu einem ganz ähnlichen Resultat, wie ich in meiner früheren Arbeit.

Solger (79) theilt dann eine weitere Beobachtung mit, „welche die Speichelröhren über die Bedeutung einfacher Ableitungswege des Secrets hinaushebt". Er sah nämlich im Epithel der Speichelröhren der menschlichen Submaxillaris Pigmentschollen und mit Pigment beschlagene Vacuolen. Für eine secretorische Function dieser Zellen lässt sich dieser Befund aber doch wohl nicht verwerthen, denn es ist mir nicht bekannt, dass man jemals im menschlichen Submaxillarspeichel Pigment gefunden hätte. Ich habe übrigens auch ganz ähnliche Vacuolen in den Gangzellen der menschlichen Submaxillaris gefunden, Pigment aber nicht darin beobachtet.

Meinen früheren Befunden von secretorischen Veränderungen an den Zellen der Speichelröhren kann ich heute einen weiteren anreihen. Fig. 17, 18, 19 stellen drei Schnitte durch Speichelröhren mittleren Calibers aus der Submaxillaris der Katze dar. Fig. 17 stammt von einem Thiere, welches zwei Tage gehungert hatte. Hier ist der centrale Theil der Zellen gleichmässig mit feinen Körnchen angefüllt, im peripheren Theil ordnen sich die Körnchen an vielen Stellen zu Stäbchen an. Das Protoplasmanetzwerk ist nur an wenigen Stellen zu erkennen; es wird verdeckt durch die massenhaft vorhandenen Körnchen. Bemerkenswerth erscheint noch der Umstand, dass Zellgrenzen hier nirgends zu erkennen sind.

Fig. 18 repräsentirt einen Schnitt aus einer Katzensubmaxillaris nach $1^1/_2$ stündiger electrischer Reizung der Chorda; das Thier hatte ca. 11 gr Speichel abgesondert. Im centralen Theil der Zellen hat sich das Bild wenig geändert, im peripheren Theil dagegen tritt die Stäbchenstructur ausserordentlich deutlich hervor. Es beruht dies einmal auf einer Grössenzunahme der Körnchen und dann darauf, dass die letzteren sich mehr in Reihen hinter einander angeordnet haben. Die Zellgrenzen treten hier viel deutlicher hervor, als in der Ruhe.

Fig. 19 endlich zeigt uns das Bild der Zellen bei noch stärkerer Thätigkeit. Die Chorda war 5 Stunden lang gereizt worden und die Drüse hat ca. 25 gr Secret geliefert. Hier sind

die Körnchen aus den centralen und mittleren Partien der Gangzellen fast völlig verschwunden und finden sich nur noch in der Peripherie. Statt dessen, oder besser gesagt, in Folge dessen präsentiren uns nun die Zellen ihr protoplasmatisches Netzwerk in aller wünschenswerthen Deutlichkeit. Die Zellgrenzen sind ebenfalls überall sehr scharf ausgeprägt, nur findet man sie sehr selten bis zur Peripherie verlaufend. Es scheint, als ob hier die Zellkörper mit einander in Verbindung stehen.

Man sieht also auch hier, dass der ganze Process hinausläuft auf eine Ausstossung von Secretionsmaterial, welches die Form von Körnchen angenommen hat und das man in dem Lumen des Ganges wieder findet. Wenn ich diesen Beobachtungen noch zufüge, dass auch ich, wie Zerner und Eckhard an anderen Objecten, an der Submaxillaris der Katze nach Injection von indigschwefelsaurem Natron in die Blutbahn ein Uebergehen des Farbstoffes in die Gangzellen und von diesen in das Lumen gesehen habe, so dürfte über die secretorische Function jener Stäbchenzellen wohl kaum mehr ein Zweifel bestehen.

Nachschrift.

Nach Fertigstellung des Manuscripts ist es mir noch gelungen, in einem Versuch nach geringen Aenderungen meiner bisherigen Versuchstechnik eine ganz beträchtliche Ausscheidung des injicirten indigschwefelsauren Natrons nach electrischer Reizung der Chorda zu erzielen. Die mikroskopische Untersuchung der Submaxillaris, es handelte sich um eine Katze, ergab vollständiges Fehlen des Farbstoffes in den Schleimzellen, dagegen fand sich derselbe in den Halbmondzellen und in den Zellen der Ausführungsgänge, soweit sie Stäbchenepithel tragen. Der ausfliessende Canülenspeichel enthält den Farbstoff nicht gelöst, sondern in feinsten Körnchen suspendirt. Bemerkenswerth erscheint die Thatsache, dass sich die Leukocyten, die sich sowohl im Lumen der Tubuli, als auch in allen Stadien der Durchwanderung durch die Epithelien der Speichelröhren fanden, sehr stark mit Farbstoff beladen hatten. Ich werde die Versuche fortsetzen und demnächst ausführlich darüber berichten.

Literatur.

1. Apáthy, St., Die Mikrotechnik der thierischen Morphologie. I. Abtheilung. Braunschweig 1896.
2. Arloing und Renaut, Sur l'état des cellules glandulaires de la sous maxillaire après l'excitation prolongée de la corde du tympan. Comptes rendus hebdom. des séances de l'académie des sciences. Tom. 88. Paris 1879.
3. Asp. G., Om nervernäs änd ningsätt i spottkörtlarna. Nord. medic. arkiv. Bd. V. 1873.
4[1]). Derselbe, Bidrag till spottkörtlarnes mikroskopiska anatomi. Akademische Abhandlung. Helsingfors 1873.
5. Astaschewsky, P., Diastatische Wirkung des Speichels bei verschiedenen Thieren. Centralblatt f. d. med. Wiss. 1877.
6. Beyer, G., Die Glandula sublingualis, ihr histologischer Bau und ihre functionellen Veränderungen. Inaug.-Diss. Breslau. 1879.
7. Bizzozero, J. und Vassale, G., Ueber den Verbrauch der Drüsenzellen der Säugethiere in erwachsenen Drüsen. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1885.
8. Dieselben, Ueber die Erzeugung und die physiologische Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugethieren. Virchow's Archiv Bd. 110. 1887.
9. Böhm, A. und v. Davidoff, M., Lehrbuch der Histologie des Menschen. Wiesbaden. 1895.
10. Boll, F., Ueber den Bau der Thränendrüse. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 4. 1868.
11. Derselbe, Die Bindesubstanz der Drüsen. Ebenda. Bd. 5. 1869.
12. Derselbe, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Drüsen. Inaug.-Diss. Berlin. 1869.
13. Braus, H., Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbelthiere in Semon: Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malagischen Archipel. Jena. 1896.
14. Von Brunn, Speicheldrüsen in Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel und Bonnet.
15[2]). Bufalini, G., Sulla destinazione del corpo semilunare di Giannuzzi. Giornale internazionale delle scienze med. Nuova serie. Anno I. 1879.
16. Von Ebner, V., Ueber die Anfänge der Speichelgänge in den Alveolen der Speicheldrüsen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 8. 1872.
17. Derselbe, Die acinösen Drüsen der Zunge und ihre Beziehungen

1) Citirt nach einem Referat von Retzius im Jahresbericht von Hofmann-Schwalbe 1874.

2) Citirt nach einem Referat von Bizzozero in Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht, Bd. 8, 1880.

zu den Geschmacksorganen. Veröffentlicht von der k. k. Universität in Graz zur Jahresfeier am 15. Nov. 1873. Graz. 1873.
18. Eckhard, C., Ueber den Eintritt in das Blut injicirten indigschwefelsauren Natrons in den Speichel. Beiträge zur Physiologie. C. Ludwig zu seinem 70. Geburtstag gewidmet. Leipzig. 1887.
19. Ellenberger und Hofmeister, Ueber die Verdauungssäfte und die Verdauung des Pferdes. Experimentelle Untersuchungen. Arch. f. wiss. und pract. Thierheilkunde. Bd. 7. 1881.
20. Dieselben, Die Function der Speicheldrüsen der Haussäugethiere. Ebenda. Bd. 11. 1884.
21[1]). Elsenberg, A., Die anatomischen Veränderungen der Speicheldrüsen des Hundes und des Menschen bei der Wuthkrankheit. Denkschriften d. ärztlichen Gesellschaft in Warschau (Polnisch) 1881.
22. Engelmann, W., Die Hautdrüsen des Frosches. Arch. f. d. gesammte Physiologie. Bd. 5. 1872.
23. Ewald, A., Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüse des Hundes. Inaug.-Diss. Berlin. 1870.
24. Ewald, C. A., Die Lehre von der Verdauung. Berlin. 1879.
25. Garel, J., Recherches sur l'anatomie générale comparée et la signification morphologique de la muqueuse intestinale et gastrique des animaux vertébrés. Paris. 1879.
26. Giannuzzi, G., Von den Folgen des beschleunigten Blutstroms für die Absonderung des Speichels. Berichte über d. Verh. d. königl.-sächs. Gesellschaft d. Wiss. zu Leipzig. Bd. 17. 1865.
27[2]). Grot, F., Ueber den Bau der Speicheldrüsen. Protocolle der Sectionssitz. d. 5. Vers. russischer Aerzte und Naturforscher zu Warschau. 1876. (Russisch.)
28. Grützner, P., Ueber Bildung und Ausscheidung von Fermenten. Arch. f. d. gesammte Physiologie. Bd. 16. 1878.
29. Hebold, O., Ein Beitrag zur Lehre von der Secretion und Regeneration der Schleimzellen. Inaug.-Diss. Bonn. 1879.
30. Heidenhain, R., Beiträge zur Lehre von der Speichelsecretion. Studien d. physiol. Instituts zu Breslau. IV. Heft. Leipzig. 1868.
31. Derselbe, Ueber secretorische und trophische Drüsennerven. Arch. f. d. gesammte Physiologie. Bd. 17. 1878.
32. Derselbe, Physiologie der Absonderungsvorgänge in Hermann's Handbuch der Physiologie. Leipzig 1881.
33. Heidenhain, M., Ueber Kern und Protoplasma. Festschr. zum 50jährigen medic. Doktorjubiläum A. von Koelliker's, gewidmet vom anatom. Institut d. Univ. Würzburg. Leipzig. 1892.
34. Derselbe, Noch einmal über die Darstellung der Centralkörper durch Eisenhämatoxylin nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über Hämatoxylinfarben. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie. Bd. 13. 1896.

1) Citirt nach Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht. Bd. 10. 1882.

2) Citirt nach einem Referat von Hoyer in Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht. Bd. 5. 1878.

35. Klein, E., Observations on the structure of cells and nuclei. Quart. Journal of microscop. science. Vol. XIX. New series. 1879.
36. Derselbe, On the lymphatic system and the minute structure of the salivary glands and pancreas. Ebenda. Vol. XXII. New series. 1882.
37. Klein, E. und Smith, N., Atlas of Histology. London. 1880.
38. Von Koelliker, A., Die Nerven der Milz und der Nieren und über Gallencapillaren. Sitzber. d. physik.-medic. Gesellschaft zu Würzburg. 1893.
39. Krause, R., Beiträge zur Histologie der Wirbelthierleber. I. Abhandlung. Ueber den Bau der Gallencapillaren. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 42. 1892.
40. Derselbe, Zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Speicheldrüsen des Igels. Ebenda. Bd. 45. 1895.
41. Küchenmeister, A., Ueber die Bedeutung der Gianuzzi'schen Halbmonde. Ebenda. Bd. 46. 1895.
42. Kühne, W., Lehrbuch der physiologischen Chemie. Leipzig. 1868.
43. Kunze, Beitrag zum histologischen Bau der grösseren Speicheldrüsen bei den Haussäugethieren. Deutsche Zeitschrift f. Thiermedicin und vergleichende Pathologie. Bd. 10. 1894.
44. Langley, J. N., Bemerkungen über den Nachweis von Enzymen in der Unterkieferdrüse des Kaninchens. Untersuchungen aus d. physiologischen Institut zu Heidelberg. Bd. 1. 1878.
45. Derselbe, Discussion zu dem Vortrag von E. Klein: Some points on the structure of cells and nuclei. Transact. of the internat. medic. congress held in London. 1881.
46. Derselbe, On the physiology of the salivary secretion. Part III. The paralytic secretion of saliva. Journal of Physiologie, Vol. 6. 1885.
47. Derselbe, On the Structure of Mucous Salivary Glands. Proc. of the Royal Soc. of London. Bd. 40. 1886.
48. Laserstein, S., Ueber die Anfänge der Absonderungswege in den Speicheldrüsen. Arch. f. d. gesammte Physiologie. Bd. 55. 1894.
49. Lavdowsky, M., Zur feineren Anatomie und Physiologie der Speicheldrüsen, insbesondere der Orbitaldrüse. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 13. 1877.
50[1]). Derselbe, Aus Anlass der neueren Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und über die morphologischen Erscheinungen in denselben bei der Absonderung. Militärärztliches Journ. Petersburg. 1881.
51. Lazarus, A., Ueber secretorische Function der Stäbchenepithelien in den Speicheldrüsen. Arch. f. d. gesammte Physiologie. Bd. 42. 1888.
52. Mayer, P., Ueber Schleimfärbung. Mittheil. d. zoolog. Station zu Neapel. Bd. 12. 1896.

1) Citirt nach Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht. Bd. 9. 1881.

53. Merkel, Fr., Die Speichelröhren. Rectoratsprogramm (Rostock). Leipzig. 1883.
54. Mislawsky, N. und Smirnow, A., Zur Lehre von der Speichelabsonderung. Arch. f. Anatomie und Physiologie. Physiol. Abth. Supplement 1893.
55. Dieselben, Weitere Untersuchungen über die Speichelsekretion. Ebenda. 1896.
56. Müller, E., Om inter och intracelluläre Körtelgångar. Akademisk afhandling. Stockholm 1894.
57. Derselbe, Ueber Sekretkapillaren. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 45. 1895.
58. Derselbe, Drüsenstudien. Arch. f. Anatomie und Physiologie. Anatom. Abth. 1896.
59. Nussbaum, M., Ueber die Bildung des Ferments in specifischen Drüsenzellen. Verhandl. d. naturhist. Vereins der preussischen Rheinlande und Westfalens. 33. Jahrgang. Bonn. 1871.
60. Derselbe, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. I. Mittheil.: Die Fermentbildung in den Drüsen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 13. 1877.
61. Derselbe, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. II. Mittheil.: Die Fermentbildung in den Drüsen. Ebenda. Bd. 15. 1878.
62. Derselbe, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. III. Mittheil.: Die Fermentbildung in den Drüsen. Ebenda. Bd. 16. 1879.
63. Derselbe, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. IV. Mittheil. Ebenda. Bd. 21. 1882.
64[1]). Oehl, E., La saliva umana studiata colla siringazione dei condotti ghiandolari etc. Pavia 1864.
65. Pflüger, E., Die Endigung der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen. Bonn 1866.
66. Derselbe, Die Endigung der Absonderungsnerven in dem Pancreas. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 5. 1869.
67. Derselbe, Die Speicheldrüsen. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.
68[2]). Ramón y Cajal, Nuevas applicaciones del método de coloración de Golgi. Barcelona. 1889.
69. Ranvier, L., Annotations au Traité d'Histologie et d'Histochimie de Frey. Traduction française de Spillmann. Paris 1870.
70. Derselbe, Les membranes muqueuses et le système glandulaire. Leçons faites au Collège de France. Journal de Micrographie. Tome 8. 1884.
71. Rawitz, B., Grundriss der Histologie. Berlin. 1894.
72. Retzius, G., Biologische Untersuchungen. Neue Folge III. Stockholm 1892.

1) Citirt nach Canstatts Jahresbericht. Würzburg. 1866.
2) Citirt nach Retzius (70).

73. Derselbe, Biologische Untersuchungen. Neue Folge IV. Stockholm. 1892.
74. Sauer, H., Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 46. 1895.
75. Schiefferdecker, P., Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 23. 1884.
76. Schiff, M., Leçons sur la digestion. Tome I. 1867.
77. Schultze-Baldenius, C., Untersuchungen über die Verbreitung des diastatischen Ferments in den Speicheldrüsen. Inaug.-Diss. Breslau. 1877.
78. Seidenmann, M., Beitrag zur Mikrophysiologie der Schleimdrüsen. Internat. Monatsschrift f. Anatomie und Physiologie. Bd. 10. 1893.
79. Solger, B., Ueber den feineren Bau der Glandula submaxillaris des Menschen mit besonderer Berücksichtigung der Drüsengranula. Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl Gegenbaur.
80. Stoehr, Ph., Ueber das Epithel des menschlichen Magens. Verhandl. d. physik.-medic. Gesellschaft zu Würzburg. Neue Folge. Bd. 15. 1881.
81. Derselbe, Zur Physiologie der Tonsillen. Biologisches Centralblatt. Bd. 2. 1882—83.
82. Derselbe, Ueber Schleimdrüsen. Verhandl. der physik.-medic. Gesellschaft zu Würzburg. Neue Folge. Bd. 88. 1884.
83. Derselbe, Ueber Schleimdrüsen. Festschrift A. v. Koelliker zur Feier seines 70. Geburtstags gewidmet. Leipzig. 1887.
84. Derselbe, Ueber Randzellen und Secretcapillaren. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 47. 1896.
85. Stricker, C. und Spina, A., Untersuchungen über die mechanischen Leistungen der acinösen Drüsen. Sitzber. d. math.-naturw. Classe d. kais. Akademie d. Wiss. Bd. 80. 3. Abth. Jahrgang 1874. Wien. 1880.
86. Werther, M., Einige Beobachtungen über die Absonderung der Salze im Speichel. Arch. f. d. gesammte Physiologie. Bd. 38. 1886.
87. Zerner, Th., Ein Beitrag zur Theorie der Drüsensekretion. Wiener medic. Jahrbücher. 1886.
88. Beermann, J., Die Zusammensetzung der Gl. sublingualis aus verschiedenen Drüsenformen. Würzburg. 1878.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXI u. XXXII.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Abbe'schen Zeichenprisma entworfen. Projection auf die Höhe des Objecttisches.

Fig. 1. Submaxillaris von Herpestes badius. Sublimat. Biondi. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 2. Submaxillaris von Herpestes leucurus. Sublimat. Biondi. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 3. Submaxillaris von Herpestes badius. Sublimat. Biondi. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 4. Submaxillaris Herpestes badius. Sublimat. Thionin. Man sieht das Lumen der Tubuli mit Schleim gefüllt. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 5. Submaxillaris von Herpestes badius. Sublimat. Thionin. Querschnitt durch ein Speichelrohr. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 6. Submaxillaris. Mensch. Sublimat. Biondi. Uebergang des Schaltstücks in den Schleimtubulus. Zeiss Oc. 4. Obj. C.

Fig. 7. Submaxillaris. Mensch. Sublimat. Biondi. Uebergang des Schaltstücks in einen serösen Tubulus. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 8. Submaxillaris. Mensch. Sublimat. Biondi. Schleimtubuli mit endständigen Halbmonden. In den Zellen der letzteren zahlreiche „Secretvacuolen", Uebergang derselben in die Secretcanälchen und Tubuli. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 9. Submaxillaris. Mensch. Sublimat. Eisenhämatoxylin. Secretionscanälchen in den Halbmondzellen in der Nähe des Kerns. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 10. Schema der menschlichen Submaxillaris.

Fig. 11. Submaxillaris. Schwein. Sublimat. Eisenhämatoxylin. Halbmond mit Granula und Secretionscapillaren.

Fig. 12. Submaxillaris. Mensch. Sublimat. Biondi. Uebergang des Schleimtubulus in einen serösen Tubulus (gestreckter Halbmond). Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 13. Submaxillaris. Ursus malayanus. Sublimat. Biondi. Bei *h* kleine Halbmonde, in einzelnen Zellen derselben Querschnitte von Secretcapillaren. Bei s^1 Schleimzellen, welche ihren Schleim theilweise, bei s^2 eine solche, die ihn völlig ausgestossen hat. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 14. Submaxillaris. Katze nach 2tägigem Hunger Sublimat. Biondi. Halbmonde mit Secretionscapillaren. Bei *v.* Vacuole in einer Schleimzelle. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{18}$.

Fig. 15. Submaxillaris. Katze nach Fütterung. Sublimat. Biondi. Secretionscapillaren in den Halbmondzelllen, von denen eine (*sc*) dicht neben dem Kern liegt. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{18}$.

Fig. 16. Submaxillaris. Junge Katze. Sublimat. Biondi. Halbmondzellen mit sehr weiten Secretionscapillaren und „Secretvacuolen". Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{18}$.

Fig. 17. Submaxillaris. Katze nach 2tägigem Hunger. Sublimat. Biondi. Querschnitt eines Speichelrohres. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{18}$.

Fig. 18. Submaxillaris. Katze. $1^1/_2$stündige electrische Reizung der Chorda. Sublimat. Biondi. Querschnitt durch ein Speichelrohr. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{18}$.

Fig. 19. Submaxillaris. Katze. 5stündige Reizung der Chorda. Sublimat. Biondi. Querschnitt eines Speichelrohres. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{18}$.
Fig. 20. Submaxillaris. Katze. $^1/_2$stündige Reizung der Chorda. Maceration in Drittelalkohol. Chromsaures Kali-Hämatoxylin. Isolirte Schleimzellen. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.
Fig. 21. Submaxillaris desselben Thieres. Gleiche Behandlung. Halbmondzellen mit Secretionscapillaren. Der Farbenton ist in diesem und dem vorigen Präparat nicht genau wiedergegeben, um die Herstellung der Tafeln nicht unnöthig zu compliciren, in Wirklichkeit ist die Farbe mehr graublau. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.
Fig. 22. Submaxillaris. Hund während paralytischer Secretion. Sublimat. Biondi. Theil eines Schrägschnittes durch ein Speichelrohr. Leucocyten in der Wand und im Lumen. Im Präparat heben sich die Leucocytenkerne durch ihre grüne Farbe scharf von den blauen Kernen der Gangzellen ab. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.
Fig. 23. Submaxillaris. Hund. Fütterung. Sublimat. Biondi. Uebergang des Schaltstücks in den Schleimtubulus. Kittstreifen zwischen den Gangzellen. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{18}$.
Fig. 24. Submaxillaris. Schaf. Sublimat. Biondi. Halbmonde mit Secretionscapillaren. Schleimzellen in Thätigkeit. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.
Fig. 25. Submaxillaris. Gazelle. Sublimat. Biondi. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.
Fig. 26. Submaxillaris. Schaf. Sublimat. Biondi. Halbmondzellen angefüllt mit Secretgranula. Zeiss Oc. 2. Obj. $^1/_{12}$.

Ueber die Nervenendigungen in den Geschmacks-Endknospen der Ganoideen.

Von

A. S. Dogiel,
Professor der Histologie an der Universität zu St. Petersburg.

Hierzu Tafel XXXIII und XXXIV.

In der vorliegenden Arbeit will ich von Litteratur-Angaben nur diejenigen anführen, welche das Verhältniss der Nerven zu den Endknospen der Fische berühren.

M. Lenhossék (1) war bekanntlich der erste, der die Golgi-sche Methode zur Erforschung des Geschmacksapparates bei einigen Knochenfischen (Barbus vulgaris und Conger vulgaris) angewandt hatte und fand, dass die Endknospen der letzteren, gleichwie diejenigen der Säugethiere, sowohl Stütz- als auch Sinneszellen enthalten. Die Stützzellen färben sich nach der Beschreibung Lenhossék's sehr schwer durch Silber und erscheinen säulenförmig, mit zackigem Rande, wobei ihre oberen Enden meistentheils mehr oder weniger verjüngt, ihre unteren dagegen bald wie abgeschnitten, bald gefranzt, bald in 2—3 Lappen gespalten erscheinen. Der Kern liegt gewöhnlich in dem unteren Drittel jeder Zelle. Die Frage, ob die Stützzellen nur an der Peripherie der Endknospen gelagert sind, oder auch im Inneren derselben vorkommen, lässt Lenhossék unentschieden.

Die Sinneszellen imprägniren sich mit Silber viel leichter als die Stützzellen, sind spindelförmig und verhalten sich zum Chromsilber und Gold wie Nervenzellen; jedoch darf man sie, nach der Meinung v. Lenhossék's, keineswegs als echte Nervenzellen bezeichnen, da sie nicht mit Nervenfasern im Zusammenhange stehen. Der obere Fortsatz der Sinneszellen erscheint in Form eines schmalen Stäbchens, welches sich nach oben zu verdickt oder verdünnt, nahe am oberen Ende, jedoch sich immer ein wenig verjüngt. Vom unteren Fortsatz der genannten Zellen sagt v. Lenhossék[1]) Folgendes: „Der kurze untere Fortsatz zeigt sich gegenüber dem oberen beträchtlich verdünnt, aber nie bis zu dem Maasse, dass man ihn etwa mit einer Nervenfaser vergleichen könnte. Auch hat er bei dem Mangel an Varikositäten auch sonst keinen nervenfaserartigen Habitus.“ Ob das Oberende der Sinneszellen mit einem haarartigen Fortsatze endet oder nicht, konnte Lenhossék in Folge einer massenhaften Silberablagerung auf der Oberfläche des Epithels nicht feststellen. Die Nervenfasern bilden in der Submucosa ein Geflecht, von welchem zur Basis jeder Knospe zwei, oft drei, vier und mehr Aeste sich abzweigen, welche zur Endknospe sich typisch verhalten. Jede Faser theilt sich, sobald sie die Basis der Knospe erreicht, in 3—4 Aeste, welche, wie die Speichen eines Rades, von einem Punkte ausgehend horizontal nach aussen auseinanderweichen, die Basis der Knospe umgreifen und an ihrer Oberfläche fast geradlienig nach oben steigen, wobei sie frei um die Geschmacksknospe herum endigen. Der Aal besitzt ausser den an der Oberfläche der Endknospen gelegenen Fasern noch andere, welche im Epithel selbst, um die Knospen herum, ein sogenanntes circumgemmales Geflecht bilden. Hinsichtlich der innerhalb der Endknospen gelegenen Nervenfasern sagt v. Lenhossék Folgendes: „In das Innere der Knospen, zwischen deren Zellen hinein, dringt bestimmt keine Nervenfaser.“ Ausserdem richtete noch v. Lenhossék seine Aufmerksamkeit darauf, dass sich von den an der Peripherie der Knospen

1) l. c. p. 115.

hinziehenden und an jeder Geschmackspore frei endenden Fasern, an der Basis der einen oder anderen Knospe, varicöse Seitenfäden abzweigen, die unter gewissen Umständen den Eindruck eines schwarz gefärbten Mützchens darbieten, welches den unteren Pol der Knospe umfasst. Diesen Gebilden gab v. Lenhossék den Namen „Cupula" und äussert sich über dieselben folgendermaassen: „Was aber die dargestellte Bildung von all' diesen Terminationsformen unterscheidet, ist der Umstand, dass es sich hier nicht wie bei jenen um die letzte Endigung der Nerven handelt, sondern um ein Gebilde, das den ihren Endspitzen zustrebenden Fasern, unweit von ihrem Ende als seitlicher quastenförmiger Anhang angefügt ist. Das eigentliche Nervenende liegt darüber hinaus, die Fasern tauchen aus der Cupula, sich von den Rändern ablösend, wieder auf, um an der Oberfläche der Knospe emporzuziehen und im Umkreis des Geschmacksporus mit freien Terminalknötchen zu endigen."

Fast gleichzeitig mit der citirten Arbeit Lenhossék's erschien die Abhandlung von Retzius (2), in welcher er die Nervenendigungen in den Endknospen bei Gobius, Gasterosteus, Anguilla und Petromyzon schilderte. Bei Gobius und beim Aale tritt, nach den Beobachtungen von Retzius, zur Basis einer jeden Endknospe ein mehr oder weniger dicker Nervenast, welcher hier, in einzelne Fasern zerfallend, ein dichtes Geflecht bildet. Von diesem Geflechte zweigen sich dünne, varicöse Fäserchen ab, welche die Peripherie jeder Endknospe umgeben und darauf auf verschiedener Höhe der Knospe mit freien Spitzen enden. Das Vorhandensein intragemmaler Fasern in den Endknospen der Fische konnte Retzius ebensowenig wie v. Lenhossék nachweisen. Was die Endknospen der Petromyzonlarve betrifft, so bestehen sie, nach Retzius' Beobachtungen, nur aus einer Art Zellen, welche am oberen Ende ein Härchen tragen; die Nerven verzweigen sich nur um jede Knospe herum und dringen nicht in dieselbe.

Das sind in Kurzem die Resultate der Erforschung der Endknospen bei den Knochenfischen und Cyclostomata.

Da man einerseits, wie aus den oben angeführten Literatur-Angaben ersichtlich die Frage über die Nervenendigungen in den Endknospen noch nicht als endgültig gelöst betrachten kann, und andrerseits die Endknospen bei den Ganoideen, soweit ich weiss, überhaupt noch nicht untersucht worden waren, so beschloss ich, diese Untersuchung vorzunehmen. Zur detaillirteren Erforschung der genannten Endapparate benutzte ich nicht nur die Golgi'sche Methode, welcher sich bisher ausschliesslich alle Forscher bedienten, sondern versuchte auch andere anzuwenden — hauptsächlich das von mir abgeänderte Ehrlich-

sche Verfahren und zum Theil auch die Methode Weigert's. Untersucht wurden die Barteln und die Schleimhaut der Lippen beim Sterlet (Accipenser ruthenus) und beim Stör (Accipenser Güldenstädti, Brandt.)

Bei Behandlung der Präparate nach der Golgi'schen Methode erlangte ich bessere Resultate, wenn ich die Objecte in der Mischung R. y Cajal's 24—48 Stunden liess und sie darauf auf ebenso lange Zeit in bereits gebrauchte 0,75% Silbernitratlösung legte.

Bei dieser Art der Behandlung färbten sich vor allem die Nerven und die Geschmackszellen, während die Stützzellen zum grössten Theil ungefärbt blieben, oder nur wenige derselben eine Färbung annahmen. Ein längeres Verweilen des Präparates in der Silbernitratlösung (4—5—6 Tage) hatte gewöhnlich die Färbung vieler Stützzellen zur Folge, wodurch es viel schwerer wurde, das Verhältniss der Nerven zu den Endknospen zu bestimmen. Wenn es sich erwies, dass auf den Probepräparaten nach einem ein- oder zweitägigen Verweilen in der Silbernitratlösung die Färbung der Nerven eine unvollständige war, so konnte man nicht selten gute Resultate erzielen, indem man die übrigen Präparate wiederum auf 24 Stunden in die R. y Cajal'sche Mischung und dann auf ebenso lange Zeit in die Silbernitratlösung legte.

Was die Ehrlich'sche Methode betrifft, so konnte ich bei Anwendung derselben lange Zeit keine befriedigenden Resultate erzielen, und nur nach vielen Versuchen gelang es mir, die nöthige Färbung der Nerven zu erreichen und ihr Verhältniss zu den Endapparaten klar zu legen. Die Schwierigkeiten, auf welche man bei der Färbung der Nerven mit der genannten Methode bei den Fischen stiess, waren wahrscheinlich auch die Hauptursache, warum die Forscher dieselbe bis jetzt nicht anwandten. Die Färbung der Nerven geschah folgendermaassen: In das Gewebe der Barteln und der Schleimhaut der Lippen eines lebendigen Sterlets oder Störs wurde eine solche Menge 1%—$^1/_2\%$ Methylenblau eingeführt, dass die angegebenen Theile aufquollen. Darauf wurde das ganze Thier, mit Ausnahme des Kopfes, in ein feuchtes Handtuch gewickelt und daselbst $^1/_2$—1 Stunde gelassen, wobei sowohl die Barteln als auch die Schleimhaut der Lippen von Zeit zu Zeit durch eine $^1/_{16}\%$ Lösung von Methylenblau befeuchtet wurden. Nach Verlauf der genannten Zeit wurden die Barteln und die Schleimhaut der Lippen abgeschnitten und auf 2—3 Stunden in die Bethe'sche[1])

1) In der letzten Zeit wandte ich zum Fixiren der mit Methylenblau gefärbten Präparate nur eine Lösung von molybdänsaurem Ammon an, ohne Wasserstoff-Hyperoxyd und Salzsäure hinzuzufügen. Die Präparate wurden in der molybdänsauren Ammoniumlösung 3—5 Stunden gehalten, wonach sie eine Stunde lang in vorher gekühltem Wasser ausgewaschen und endlich in abgekühlten absoluten Alcohol überführt wurden. Im letzten kann man die Präparate 5—7—15 Tage (besonders

Mischung (ohne Wasssertoffhyperoxyd), darauf auf $^1/_2$—1 Stunde in vorher abgekühltes Wasser und endlich auf 12—18 Stunden in abgekühlten 96% Alcohol gelegt. Von hier wurden die Präparate auf eine halbe Stunde in absoluten Alcohol überführt, worauf sie in Celloidin eingebettet und mikrotomirt wurden. Die Durchschnitte wurden in Xylol aufgehellt. Gewöhnlich schnitt ich, bevor ich die Präparate nach der von mir etwas abgeänderten Bethe'schen Methode fixirte, ein kleines Stück aus der Schleimhaut der Lippen heraus und fertigte aus ihm einige möglichst dünne Scheeren-Schnitte an, die ich schnell unter dem Mikroskope bei schwacher Vergrösserung durchmusterte. Nur wenn auf solchen Probeschnitten die Nerven genügend gefärbt erschienen, wurden auch der übrige Theil der Schleimhaut und zu gleicher Zeit die Barteln herausgeschnitten und weiter behandelt.

Bei Anwendung der eben geschilderten Färbungsmethode gelang es mir oft, eine sehr vollständige Färbung der Nerven zu erzielen und die auf denselben Objecten nach dem Golgi'schen Verfahren erlangten Resultate zu prüfen. Hierzu muss ich bemerken, dass, indem ich in das Gewebe der Barteln und der Lippen eine ziemlich starke Lösung von Methylenblau einführte, auch das Bindegewebe zu gleicher Zeit mit den Nerven stellenweise gefärbt wurde; doch dieses hindert durchaus nicht, den Verlauf und die Endigungen der Nerven zu verfolgen, da diese sich viel intensiver als die Fasern des Bindegewebes färben.

Die Barteln der Ganoideen, vier an der Zahl, befinden sich bekanntlich vor der Mundöffnung, in einer Reihe, und haben das Aussehen von mehr oder weniger langen, conusartigen, von den Seiten etwas abgeplatteten Anhängen. Die nach vorne und nach hinten (zur Mundöffnung) hin gerichteten Flächen einer jeden Bartel scheinen gewölbt, die Seitenflächen dagegen sind ein wenig abgeplattet. Ungefähr von der Mitte der Barteln beginnend entspringen von beiden Seitenflächen der letzten meistentheils 6 bis 8 oder 9 Neben- resp. secundäre Barteln, deren Länge in der Richtung zur Spitze der Haupt- resp. primären Barteln abnimmt, wobei sie so gestellt sind, dass jede Nebenbartel einer Seite etwas höher als die entsprechende Bartel der anderen Seite beginnt. Von den langen Nebenbarteln zweigen wiederum kurze Barteln ab, welche die Form kleiner Warzen haben.

---

wenn das Gefäss mit Präparaten an einem kühlen Orte aufbewahrt wird) erhalten, wobei die ursprüngliche Färbung der Nerven sich nicht im mindesten ändert.

Was die Schleimhaut der Lippen betrifft, so bildet sie um die Mundöffnung herum einen ziemlich hohen Wulst, welcher hinten durch einen engen Hautstreifen getrennt ist, d. h. die Form eines nicht ganz geschlossenen Ringes darbietet. Die hinteren Enden der Wülste scheinen dicker und breiter, als der übrige Theil, von welchem sie durch unbedeutende Einschnürungen getrennt sind.

In dem Axentheil der Hauptbartel liegt, wie man es aus Quer- und Längsschnitten ersieht, eine dicke Schichte glatter Muskeln (Fig. 1, d), welche die Form eines Conus hat, dessen Dicke allmählich in der Richtung von der Basis zur Spitze abnimmt. Die Muskelzellen sind an der Peripherie circulär, im Centraltheile parallel der Längsachse der Bartel gelegen. Die Grundlage sowohl der Haupt-, als auch aller Nebenbarteln bildet ein ziemlich dichtes faseriges Bindegewebe, in welchem die Blutgefässe und die Nervenstämme gelagert sind (Fig. 1). Das Bindegewebe bildet auf der hinteren Fläche und den Seitenflächen der Haupt- und Nebenbarteln eine ganze Reihe grosser conischer Papillen, deren Höhe zur Spitze einer jeden Bartel hin abnimmt. Auf der Spitze der Nebenbarteln verschwinden sie, soweit ich bemerken konnte, fast vollständig; sie fehlen gleichfalls in den warzenförmigen tertiären Barteln und an der Vorderfläche der Haupt- und Nebenbartel. Von der Spitze der grossen Papillen nehmen gewöhnlich einige 2—3 oder 4 kleine secundäre Papillen ihren Ursprung. Alle Barteln sind von einem mehrschichtigen Platten-Epithel bedeckt, welches auf den Seiten- und Hinterflächen aller Barteln, ausser der äussersten Spitze der Papillen, gewöhnlich dicker, als auf den Vorderflächen ist (Fig. 1). Zwischen den die Vorderflächen der Haupt- und Nebenbarteln bedeckenden Epithelzellen findet man fast immer ziemlich grosse Becherzellen in verschiedener Zahl.

In jede Hauptbartel treten mit der Arterie und Vene einige (5—9) Nervenstämme von verschiedener Dicke ein, welche sich um die Gefässe lagern (Fig. 1); die stärksten gehen gewöhnlich der Bartel entlang und sind hinter dem Muskelstrange und zur Seite desselben gelagert, während die dünnen Nervenstämmchen (2—3—4) vor dem Muskelstrange hinziehen (Fig. 1). Alle Nervenstämme bestehen hauptsächlich aus m a r k h a l t i g e n Nervenfasern. Anfänglich zweigt von den genannten Stämmen eine verhältnissmässig geringe Zahl von Zweigen verschiedener Dicke in das Gewebe der Bartel ab; doch von dem mit Nebenbarteln besetzten

Theile der Hauptbartel an, d. h. von der Mitte jeder Hauptbartel, vergrössert sich die Zahl der sich ablösenden Zweige beträchtlich, wodurch die Stämme selbst allmählich dünner werden und an der Spitze der Bartel endgültig sich in einige Zweige auflösen (Fig. 1). Die dickeren dieser Zweige dringen in die Nebenbarteln, verzweigen sich in ihnen und bilden, sich unter einander verflechtend, in deren bindegewebiger Grundlage ein dichtes Geflecht (Fig. 1 u. 12); die dünneren dringen in das Gewebe der Hauptbarteln, wo sie ein ähnliches Geflecht bilden. Von dem hauptsächlich durch Verzweigung der vorderen Stämme gebildeten Geflechte theilen sich dünne Zweige vor allem zum Epithel der Vorderfläche der Barteln ab; das aus den Zweigen der hinteren und seitlichen Stämme gebildete Geflecht dagegen schickt seine Zweige fast ausschliesslich zum die Seiten- und Hinterflächen bedeckenden Epithel und zu den, wie wir weiter unten sehen werden, im Epithel gelegenen End- (Geschmacks-) Knospen.

Die Endknospen sind nur in der Haut der hinteren und seitlichen Theile jeder Bartel gelegen, und ihre Zahl nimmt in der Richtung zur Spitze der letzten allmählich zu; am meisten Geschmacksknospen findet man in der Spitze der Hauptbarteln und in den neben- und wärzchenförmigen Barteln.

Die Schleimhaut der Lippen unterscheidet sich bei den Ganoideen ihrem Baue nach fast gar nicht von der Haut und besteht aus einer peripheren, ziemlich dicken Schicht faserigen Bindegewebes, welches durch eine lockerere Schicht mit den unterliegenden Theilen verbunden ist. Die Bindegewebsschicht bildet an ihrer Aussenfläche eine Reihe langer conischer und cylindrischer einfacher und zusammengesetzter Papillen, welche in das vielschichtige Pflaster-Epithel hineinragen. In der lockeren Bindegewebsschicht der Schleimhaut sind dicke Nervenstämme gelagert, welche hauptsächlich aus markhaltigen Nervenfasern gebildet sind. Die Nervenstämmchen geben eine gewisse Zahl Zweige ab, welche mit den nächstliegenden, durch Theilung entstandenen Stämmchen und Aesten ein tiefes breitmaschiges Geflecht bilden. Von diesem gehen wiederum dünne Aestchen zur dichten Schicht der Schleimhaut ab, wo sie ein zweites feinmaschiges Geflecht bilden. Das letzte entsendet dünne Aestchen und einzelne Fasern zum Epithel der Schleimhaut und zu den Geschmacksknospen, welche die Spitze der Papillen einnehmen. Die Zahl der in der Schleim-

haut der Lippen befindlichen Geschmacksapparate ist meinen Beobachtungen zufolge verhältnissmässig geringer als diejenige der Barteln.

Das sind in Kürze die groben anatomischen Befunde in Betreff des Baues der Barteln, der Lippen-Schleimhaut und der Nervenverbreitung in denselben bei den Ganoideen.

Die Endknospen haben bei den Ganoideen, insbesondere beim Stör, eine ziemlich bedeutende Grösse und nehmen die Form von Knospen oder Kolben mit mehr oder weniger langem Halse an. Ihre Grösse in den Barteln nimmt in der Richtung von der Basis zur Spitze ein wenig ab, wobei der Hals der Geschmacksknospe kürzer wird und sie selbst die Form einer Zwiebel annimmt. In den secundären und tertiären Barteln ist die Grösse der Geschmacksknospen besonders gering mit derjenigen der Hauptbarteln verglichen. In der Schleimhaut der Lippen scheinen die Geschmacksknospen dieselbe Grösse, wie in den Hauptbarteln zu haben. Die Geschmacksknospen befinden sich gewöhnlich auf den secundären Papillen (in den grossen zusammengesetzten Papillen) oder nehmen die Spitze einer einfachen Papille ein, indem die Basis einer jeden Knospe sich eng mit dem Gewebe der Papille verbindet, während der übrige Theil ins Epithel hineingeschoben ist (Fig. 1, 5 u. 12). Der verengte Theil der Knospe ist in eine Vertiefung (Geschmacksporc) gestellt, welche sich an der freien Epithelfläche befindet und die Form eines kurzen Trichters hat, dessen Wand aus gebogenen Epithelzellen besteht. Auf den mit Methylenblau gefärbten Präparaten färben sich die Epithelzellen der obersten Schichten oft mehr oder weniger intensiv, wodurch die Geschmacksporen sehr deutlich als weisse, helle Flecken von runder oder ovaler Form wahrnehmbar sind (Fig. 5 u. 6 D). Die Basis der Geschmacksknospen ist so fest mit dem Gewebe der Papillen verbunden, dass oft auf Schnitten von in Müller'scher Flüssigkeit und Alkohol, oder direkt im Alkohol gehärteten Präparaten das ganze Epithel sich von der Oberfläche der Barteln oder der Lippenhaut loslöst, die Geschmacksknospen aber ungestört in Verbindung mit den Papillen und ganz isolirt vom umgebenden Epithel bleiben. Gewöhnlich befindet sich auf den einfachen Papillen je eine Knospe, an den zusammengesetzten Papillen aber sind die

Geschmacksknospen, je nach der Zahl der secundären Papillen, in der Zwei-, Drei- und sogar Vierzahl gelagert. In der Spitze der Hauptbarteln, sowie auch in den secundären und tertiären Barteln, welche gar keine Papillen haben, liegen die Geschmacksknospen mit ihrer Basis direct dem unterliegenden Bindegewebe an und sind in den meisten Fällen einander sehr nahe gelagert. Oft finden wir auf einem und demselben Längsschnitte einer Nebenbartel, je nach seiner Länge 5—6—10—13 und mehr Geschmacksknospen in einer Reihe (Fig. 1 u. 12).

Die Geschmacksknospen bestehen bei den Ganoideen, wie auch bei den Knochenfischen und den Plagiostomata, aus Stütz- und Geschmacks- (Sinnes-) Zellen.

Die Stützzellen (Fig. 2) färben sich nach Golgi'scher Methode schwerer und seltener, als die Geschmackszellen, doch immerhin nicht so selten, wie es z. B. v. Lenhossék annimmt. Wie schon oben bemerkt, genügt es die aus der R. y Cajal'schen Mischung genommenen Präparate nur einige Tage in Silbernitratlösung zu halten, und man kann immer sicher sein, die Stützzellen in vielen Geschmacksknospen gefärbt zu erlangen. Am häufigsten nehmen sie eine braune Färbung an und nur nach langer Imprägnation mit Silber werden sie schwarz, wobei ihre Contouren sehr scharf zu Tage treten. Das Methylenblau verhält sich, wie es scheint, zu den Stützzellen indifferent, wenigstens bleiben diese, so weit ich mich auf meinen Präparaten überzeugen konnte, ganz ungefärbt, selbst bei langer Einwirkung, oder es färben sich die Kerne, während die Zellkörper nur eine sehr schwache Färbung annehmen. Auf Querschnitten durch die Geschmacksknospen sieht man, dass die Stützzellen nicht nur an der Peripherie jeder Knospe, sondern auch in der Mitte gelagert sind, weshalb nach meinen Beobachtungen der ihnen oft gegebene Namen von „Deck-Zellen" nicht der Wirklichkeit entspricht. Sie sind mehr oder weniger lang, je nach der Grösse der betreffenden Geschmacksknospe, und gleichen dicken Plättchen, deren obere Enden zur Spitze der Knospe hin sich verjüngen, während die unteren Enden breiter werden. Die Körper der an der Peripherie oder in der Nähe derselben gelegenen Zellen sind mehr oder weniger, nach der Form der Knospe selbst, gebogen, wogegen die mehr im Centrum gelegenen Zellen fast geradlinig sind. Die verjüngten Enden aller Stützzellen kommen an der Spitze der Knospe zusammen, während

das breite Ende jeder einzelnen Stützzelle gewöhnlich in einen, zwei oder drei mehr oder weniger kurze und dicke Stiele übergeht, welche sich an der Basis der Knospe in einige dünne Aeste verzweigen, die nach allen Richtungen auseinandergehen (Fig. 2). Die in Folge der Theilung des Stieles der einen oder anderen Stützzelle entstandenen Aeste geben ihrerseits viele kurze Seitenzweige ab, die sich oft von neuem theilen und an der Basis jeder Knospe sich mit ebensolchen Zweigen der Stiele anderer Stützzellen derselben Knospe in verschiedenen Richtungen kreuzen und mit knopfförmigen oder unregelmässigen Verdickungen enden. Die letzten liegen dem Gewebe der Papille selbst direct an. Soweit bildet sich an der Basis der Geschmacksknospe ein ganzes Netz von Fortsätzen (Fig. 2), welches aus Verzweigungen der Stiele der Stützzellen gebildet ist; zwischen diesen Maschen treten in die Geschmacksknospen Nervenfäden ein.

Die Ränder der Stützzellen sind etwas gezähnt und an ihrer Oberfläche befinden sich, so viel ich bemerken konnte, Einbuchtungen (Nischen), in welche die Körper der Geschmackszellen gelagert sind. Im unteren, breiteren Drittel jeder Stützzelle liegt gewöhnlich ein ziemlich grosser, ovaler Kern, welcher auf den nach der Golgi'schen Methode behandelten Präparaten oft weiss oder braun erscheint, während er in den Methylenblau-Präparaten eine mehr oder weniger intensive blaue Färbung annimmt.

Bei Vergleichung der Stützzellen der Geschmacksknospen mit ähnlichen Zellen im Geruchsorgane der Ganoideen finden wir zwischen beiden viel Gemeinschaftliches: in den Sinnesorganen beider Art haben sie die Form mehr oder weniger platter, blattförmiger Gebilde mit sich verzweigenden Stielen und dienen, im ersten Falle die Geschmacks-, im zweiten die Geruchszellen umgebend, als Stütze.

Die Geschmacks- (Sinnes-) Zellen (Fig. 3, 4, 5 u. 6) färben sich ziemlich leicht sowohl mit Silbernitrat, als auch durch Methylenblau und sind nicht nur im centralen Theile, sondern an der Peripherie der Geschmacksknospen zu finden. Jede Zelle besteht aus einem spindelförmigen oder ovalen Körper, welcher sich in zwei Fortsätze verjüngt, einen peripheren und einen centralen. Den grössten Theil der Zelle nimmt ein runder oder ovaler Kern ein, der oft an Golgi-Präparaten ganz farblos bleibt, oder braun wird. Die Körper der Geschmackszellen liegen in jeder Knospe

auf verschiedener Höhe von ihrer Basis in jenen Vertiefungen, welche sich an den Stützzellen befinden; bei einigen Zellen sieht man die Körper am oberen Theile der Geschmackszelle, nicht weit von der Geschmackspore (Fig. 3 u. 6). Die peripherischen Fortsätze der Zellen haben das Aussehen eines mehr oder weniger dünnen gebogenen oder geraden Stäbchens, dessen Länge verschieden ist je nach der Höhe, in welcher der Zellkörper sich befindet (Fig. 3, 4, 5 u. 6).

Vom oberen Pole des Geschmackszellkörpers beginnend, verengt sich der peripherische Fortsatz allmählich zum oberen Ende der Knospe hin und endet auf dem Grunde der trichterförmigen Geschmackspore mit einer dünnen leicht abgestumpften Spitze. Oft hat der periphere Fortsatz Anfangs die Gestalt eines dünnen Fadens, der in einiger Entfernung vom Körper der Zelle dicker, dann wieder allmählich dünner wird, oder aber fast in seiner ganzen Ausdehnung, mit Ausnahme der Spitze, die Form eines dicken Fadens mit einigen spindelförmigen Verdickungen hat, welche sehr an varicöse Verdickungen erinnern (Fig. 3, 4 u. 6). So weit ich bemerken konnte, haben nur die kurzen peripheren Fortsätze, welche den Zellen angehören, deren Körper in dem verengten Theile der Geschmacksknospen liegen, die Form dicker, glatter und gerader Stäbchen mit etwas zugespitztem Ende. Interessant ist es, dass ich manchesmal unter den Geschmackszellen solche Zellen fand, deren periphere Fortsätze anfänglich dicker waren als die Fortsätze der anderen Zellen, nachher aber, in einer gewissen Entfernung vom Körper der Zelle, sich in zwei dünne Aestchen theilten, wobei entweder beide zur Spitze der Knospe hinzogen, oder einer sich nach unten zur Basis der Knospe bog und bald zugespitzt endete (Fig. 4 B). Gewöhnlich fand ich in einer Knospe eine, selten zwei Zellen mit sich so theilenden peripheren Fortsätzen.

In jeder Knospe bilden die Enden der peripheren Fortsätze aller Geschmackszellen, sich allmählich zu einander nähernd, zusammen mit den äusseren Enden der Stützzellen den verjüngten Theil (den Hals) der Geschmacksknospe, der in den Trichter der Geschmackspore eingedrängt ist.

Die centralen Fortsätze (Fig. 3, 4, 5 u. 6) in der Zahl von 1, seltener 2—3, beginnen gewöhnlich in Form von Fäden am unteren Pole des Zellenkörpers, wobei natürlich die

Länge jedes Fortsatzes wiederum von der Lage des Körpers der Geschmackszelle selbst abhängt. Die Dicke des centralen Fortsatzes kann verschieden sein und hängt zum Theil von seiner Länge ab, zum Theil auch, wie es mir scheint, von der Behandlungsart des Präparates. Lange centrale Fortsätze sieht man auf Präparaten, welche mit Methylenblau gefärbt oder mit einer schon benützten 0,75 % Silbernitratlösung imprägnirt waren, in Form von sehr dünnen, ganz glatten oder mit einigen unbedeutenden Varicositäten besetzten Fäden. Zur Basis der Geschmacksknospe hinziehend biegen sich die genannten Fäden um und enden an der Basis der Knospe selbst mit runden, ovalen oder eckigen Verdickungen, von welchen, wie man es auf gelungenen Präparaten sieht, sich einige 1—2—3—4 Fäden von verschiedener Dicke abzweigen (Fig. 3). Manchmal zerfällt das Ende des centralen Fortsatzes der einen oder der anderen Geschmackszelle, ohne sich entweder gar nicht, oder nur sehr unbedeutend zu verdicken, in 2—3—4 Fäden, deren Enden mit kleinen Verdickungen versehen sind oder sich von neuem in 2—3 kurze Fädchen theilen. Was die kurzen centralen Fortsätze betrifft, so sind sie im allgemeinen etwas dicker, als die langen, obgleich unter ihnen Fortsätze in Form sehr dünner, manchmal varicöser Fäden nicht selten sind. Ihr Charakter und Art der Endigung ist derselbe, wie derjenige der langen Fortsätze. Wenn vom Körper irgend einer Geschmackszelle einige kurze centrale Fortsätze sich abzweigen, so scheint oft der eine oder andere von ihnen kürzer, als die übrigen.

Ein etwas anderes Aussehen haben die centralen Fortsätze an stark imprägnirten mit einer frischen 0,75% Silbernitratlösung behandelten Präparaten: sie scheinen bedeutend dicker als im ersten Falle und unterscheiden sich oft fast gar nicht von den peripheren Fortsätzen. Ihre Varicositäten sind sehr verschieden ausgeprägt. Ueberhaupt scheint die Dicke sowohl der peripheren, als auch centralen Fortsätze der Geschmackszellen auf den stark mit Silber imprägnirten Präparaten viel bedeutender, als im Normalzustande zu sein. Deswegen ist wahrscheinlich auch v. Lenhossék[1]) zu dem Schlusse gelangt, dass der centrale Fortsatz der Geschmackszellen gar keine Aehnlichkeit mit

1) l. c. p. 122.

einer Nervenfaser habe und immer glatt und ohne Varicositäten sei.

Die Endverzweigungen der centralen Fortsätze aller Geschmackszellen jeder einzelnen Knospe kreuzen sich unter einander in verschiedenen Richtungen und bilden an der Basis derselben eine Art von Geflecht (Fig. 3), welches, wie es scheint, direct auf dem Netzwerke ruht, welches aus den sich verzweigenden Stielen der Stützzellen zusammengesetzt ist. Auf meinen, sowohl nach der Golgi'schen Methode, als auch mit Methylenblau behandelten Präparaten konnte ich niemals den directen Uebergang des centralen Fortsatzes einer der Geschmackszellen in eine Nervenfaser beobachten, und darin stimmen meine Beobachtungen vollständig mit den Untersuchungen von v. Lenhossék und Retzius, sowie mit denjenigen von Arnstein (5) und P. Jacques u. a. überein.

Das Verhältniss der Nerven zu den Geschmacksknospen. Wie meine Beobachtungen beweisen, müssen wir in den Geschmacks- oder Endknospen drei Arten von Nervenfasern unterscheiden: subgemmale, intragemmale und perigemmale.

Subgemmale Nervenfasern (Figg. 5, 6, 7 u. 8). Die markhaltigen Nervenfasern bilden, wie wir es oben erwähnt haben, an der Basis der Papillen in der Haut der Barteln und der Schleimhaut der Lippen, oder auch fast direct unter dem Epithel (an der Spitze der Hauptbarteln und in den secundären und tertiären Barteln) ein ziemlich dichtes Geflecht (Figg. 1, 5, 7 u. 12). Dieses entsendet, wie man an den mit Methylenblau oder nach der Weigert'schen Methode gefärbten Präparaten sieht, dünne Zweige, welche aus markhaltigen Fasern zusammengesetzt sind, und sogar einzelne dünne Fasern, welche senkrecht und schräg zur Basis der Geschmacksknospen ziehen und gewöhnlich in einer grösseren oder geringeren Entfernung von ihnen das Mark verlieren und an die Basis selbst als 2—3—4—5 dünne marklose Aestchen oder als einzelne, varicöse Fäden gelangen. In den zusammengesetzten Papillen, in welchen mehrere Endknospen liegen, zweigen von den Aesten, die zur Basis einer Knospe ziehen, Fäden zu den benachbarten Knospen ab. An der Basis jeder Knospe zerfallen die genannten Aestchen und Fäden in eine grosse Zahl kurzer Fädchen, welche sich viel-

fach theilen und, in der Basalfläche der Knospe oft in Bogen verschiedener Grösse verlaufender (Figg. 5, 6, 7 u. 8), ein sehr dichtes subgemmales Geflecht bilden. Die einzelnen Fäden dieses Geflechtes sind ziemlich dick und mit runden oder ovalen, oft auch unregelmässigen, eckigen Verdickungen besetzt, welche auf den nach der Golgi'schen Methode behandelten Präparaten dornförmig erscheinen, wodurch auch in solchem Falle das Geflecht selbst einen eigenartigen Character gewinnt. Bei starker Imprägnation mit Silber ist der Niederschlag der letzten im subgemmalen Geflechte so stark, dass jene unbedeutenden Zwischenräume zwischen den Fäden gänzlich verschwinden und das Ganze, wie auf Fig. 7 C, b zu sehen, dicht schwarz erscheint, die Aeste und Fäden aber, welche zur Knospe herantreten und das Geflecht selbst bilden, gleichfalls in einen oder zwei dicke Stämme zusammenfliessen. Gewöhnlich erscheint in ähnlichen Fällen die Basis der Geschmacksknospe fast ganz schwarz, und die einzelnen Fäden des subgemmalen Geflechtes sind nicht mehr zu unterscheiden.

Nach meinen Beobachtungen färbt sich das subgemmale (subbasale) Geflecht nach der Golgi'schen Methode viel schwerer, als mit Methylenblau, doch wenn es sich einmal nach der einen oder anderen Methode gefärbt hat, sieht man es sogar mit schwachen Objectiven auf Längs-, Schräg- und Querschnitten durch die Geschmacksknospe; im letzten Falle natürlich nur dann, wenn der Schnitt zufällig in der Fläche der Basis der Knospe geht. Oft schält sich stellenweise auf den mit Methylenblau gefärbten Durchschnitten durch die Barteln und die Lippenschleimhaut, das Epithelium mit den in ihm liegenden Knospen ab, während das subgemmale Geflecht in Verbindung mit den Papillen (Fig. 6A), wogegen die sich mit ihren Endverzweigungen verflechtenden Centralfortsätze der Geschmackszellen in Verbindung mit den Knospen bleiben. Auf solchen Präparaten sieht man deutlich einerseits das subgemmale Geflecht, welches die Form einer Schale hat, andererseits beobachtet man das Geflecht der centralen Fortsätze der Geschmackszellen, welches, die convexe Basis der Knospe einnehmend, von subgemmalem Geflechte umfasst werden muss.

Die intragemmalen Nervenfasern (Figg. 4, 6 u. 7). Ausser den markhaltigen Nervenfasern, deren Endver-

zweigungen das subgemmale Geflecht bilden, existiren noch andere Nervenfasern, die im Inneren der Geschmacksknospe selbst endigen. Die Endigungen dieser Fasern färben sich ziemlich gut nach der Golgi'schen Methode und durch Methylenblau und sind deswegen leichter zu untersuchen, als die Fäden des subgemmalen Geflechtes. Die sich, wie oben erwähnt war, im Gewebe der Barteln und in der Schleimhaut der Lippen verflechtenden markhaltigen Fasern, verlieren in der Nähe des Epithels das Mark und bilden, in eine Masse Aestchen verschiedener Dicke und varicöser Fäden zerfallend, direct unterm Epithelium ein sehr dichtes subepitheliales Geflecht. Das genannte Geflecht entsendet eine Menge varicöser Fäden und Aestchen, von denen die einen in den Geschmacksknospen selbst, die anderen im Epithel enden. Die ersten ziehen, sich verschiedenartig windend, in der Mehrzahl zur Basis jeder Knospe, theilen sich oft an der Basis selbst vorläufig in 3—4 dünne, varicöse Fäden und treten dann wahrscheinlich durch das Basalgeflecht und durch das von den Stielen der Stützzellen gebildete Netz dringend, in die Knospe ein. Hier ziehen die genannten Fäden zwischen den Stütz- und Geschmackszellen von der Basis der Knospe zu ihrer Spitze hin, wobei einige eine senkrechte Richtung einnehmen, während andere wieder sich mehr oder weniger biegen und in solcher Form endlich die Spitze der Knospe selbst erreichen (Figg. 4 u. 6). Im Inneren der Geschmacksknospen lagern sich die intragemmalen Fäden bald an der Peripherie, bald auch in dem Axentheile, und darin gehen meine Untersuchungen mit denjenigen v. Lenhossék's auseinander, welcher bei den Fischen die genannten Fäden nur an der Peripherie der Knospe und nie im Inneren derselben gesehen hat.

Gewöhnlich umschlingen einige der beschriebenen Fäden die Geschmackszellen vielmals, andere schlängeln sich um die Stützzellen herum, wobei sie unterwegs sehr dünne varicöse Fäden entsenden; welche in verschiedenen Richtungen zwischen den Geschmacks- und Stützzellen herumziehen und ihrerseits oft noch kurze Seitenfäden entsenden. Alle soeben beschriebenen, im Inneren der Knospen befindlichen Fäden umspinnen endlich, sich untereinander verflechtend, sowohl Stütz- als auch Geschmackszellen. Die Spitzen einiger intragemmaler Fäden sammeln sich, soweit man nach den mit Methylenblau gefärbten

Präparaten urtheilen kann, in dem Halse der Knospe und scheinen hier frei mit knopfförmigen oder spindelförmigen Verdickungen zu enden (Fig. 6). Nicht selten hat man von Durchschnitten, bei gleichzeitiger Färbung der intragemmalen Fäden und des subgemmalen Geflechtes, den Eindruck, als ob einige intragemmalen Fäden aus dem genannten Geflechte entstehen, doch bei genauerer Untersuchung erweist sich, dass sie nur durch das Geflecht durchgehen und zu demselben, wenigstens soweit ich bemerken konnte, in keinem directen Verhältnisse stehen.

Perigemmale und intraepitheliale Nervenfasern (Figg. 9, 10, 11 u. 12). Ausser den beschriebenen Nervenfasern, welche in den Geschmacksknospen selbst und an ihrer Basis enden, entsendet das subepitheliale Geflecht Nervenfasern und sehr viele mehr oder weniger dünne Aestchen und varicöse Fäden, welche sich im Epithel der Barteln und in der Schleimhaut der Lippen verzweigen. In den zusammengesetzten Papillen der Haut, der Barteln und in der Schleimhaut der Lippen, sowie auch in den secundären und tertiären Barteln liegen gewöhnlich die Geschmacksapparate, wie oben erwähnt worden war, sehr nahe bei einander, so dass sie nur von sehr schmalen epithelialen Zwischenräumen getrennt werden; oft liegt sogar die gewölbte Fläche einer Knospe direct derjenigen der anderen an. Solche Stellen auf Längs- und Querschnitten durch die Barteln und Lippen betrachtend, kann man, wie auf Fig. 9 und 12, sehen, dass das subepitheliale Geflecht zu dem die Geschmacksknospen umfassenden Epithel sehr viele dünne Nervenfäden entsendet, welche schräg und senkrecht in das Epithel hineintreten. Einige von den genannten Fäden sind an der Peripherie der Geschmacksknospen, zwischen denselben und dem Epithel gelagert, oder in sehr naher Entfernung von ihnen, andere im Epithel selbst. Die ersten ziehen, von allen Seiten die Geschmacksknospen umgebend, nach oben, wobei sie sich, mehr oder weniger, biegen und eine grosse Zahl sehr dünner Fäden entsenden und endlich, nachdem sie die verjüngte Stelle der Knospe erreicht haben, gleich einer Fontaine in viele dünnste varicöse Fäden zerfallen. Die letzten winden sich auf die verschiedenste Weise zwischen den die Geschmacksknospen umgebenden Epithelzellen, und theilen sich vielfach in sehr dünne, wiederum sich verzweigende Fädchen, welche, sich mit anderen

ähnlichen Fädchen verflechtend, zuletzt die einzelnen Epithelzellen umspinnen und im ganzen Epitel ein sehr dichtes intraepitheliales Geflecht bilden. Die fontaine- oder pinselartigen Verzweigungen der beschriebenen Nervenästchen bilden ein Geflecht hauptsächlich in den äusseren Epithelschichten, in welchen die verjüngten Enden der Geschmacksknospen liegen. Dank der Lage der letzten ist es verständlich, dass die sich im Epithel um die Knospen herum verzweigenden Nervenfasern, zu gleicher Zeit die Knospen, als sogenanntes perigemmales Geflecht, umspinnen müssen (Fig. 9 u. 12).

Oft zerfällt eine markhaltige Nervenfaser, nachdem sie in die zusammengesetzte Papille eingedrungen ist und ihr Mark verloren hat, in einige varicöse Fäden von verschiedener Dicke, von welchen die einen sich um die Geschmacksknospen verzweigen und dieselben umgeben, während die anderen direct ins Epithel eindringen und mit anderen ähnlichen Fäden an der Bildung des intraepithelialen Geflechts theilnehmen (Figg. 9 u. 12). Solche Präparate beweisen, dass die perigemmalen und intragemmalen Fäden einen gleichen Ursprung und damit auch wohl eine gleiche physiologische Bedeutung (von sensiblen Nerven) haben. In einigen Fällen nehmen auf den, nach der Golgischen Methode gefärbten, Präparaten zu gleicher Zeit mit den intraepithelialen Fäden auch die Grenzen zwischen den einzelnen Epithelzellen eine braune Färbung an, wobei man bemerken konnte, dass die Fäden um jede Zelle herum ein dichtes Geflecht bilden. Die Fäden dieses Geflechtes sind gewöhnlich mit Verdickungen von eckiger und runder Form, welche gleich den Fäden direct den Epithelzellen anliegen besetzt. Um die Frage zu lösen, in welchem Verhältnisse die Fäden des die Geschmacksknospen umgebenden Geflechtes zu den intragemmalen Fäden stehen, machte ich Flächenschnitte der Barteln, um Querdurchschnitte durch die Geschmacksknospen zu erlangen. Auf solchen Querschnitten konnte ich nun oft sehen, dass von den Fäden des perigemmalen Geflechts, welche bogen- oder oft auch ringförmig die eine oder andere Geschmacksknospe umgeben, 1—2—3 dünne Fädchen ausgingen und in das Innere der Knospe selbst drangen, wo sie oft in einige noch dünnere Fäden gespalten wurden (Fig. 11). Ebendaselbst konnte man ausserdem wahrnehmen, wie die, die Knospen umgebenden Fäden wiederum Fädchen

auch zum intraepithelialen Geflechte entsandten. Diese Angaben weisen, wie es mir scheint, direct darauf hin, dass zwischen dem intra- und perigemmalen Geflechte, sowie auch dem intraepithelialen Geflechte ein enges Verhältniss besteht, und geben uns somit die Möglichkeit, die Rolle der intragemmalen Fäden selbst zu erklären.

Was die Nerven betrifft, welche überall aus dem subepithelialen Geflechte in die vom Geschmacksapparate freien Epithelfelder treten, so haben sie das Ansehen von Aestchen und Fäden verschiedener Dicke, welche, wie auf Fig. 12 zu sehen, senkrecht ins Epithel dringen und allmählich in eine grosse Anzahl dünner Fädchen zerfallen. Die letzten theilen sich oftmals weiter und bilden, jede Zelle umspinnend, gleich den oben beschriebenen intraepithelialen Fäden, ein dichtes Geflecht. Auf gut mit Silber imprägnirten Präparaten zeigen sich die intraepithelialen Fäden in solcher Menge, dass durch sie, sogar auf sehr dünnen Schnitten, die Zellen des Epithels selbst fast gänzlich maskirt werden. Die einzelnen Fäden haben manchesmal kurze, eckige Sprossen, welche der Oberfläche der Epithelzellen eng anliegen. Ich habe schon eben erwähnt, dass oft zwischen den Zellen des vielschichtigen Pflasterepithels Becherzellen anzutreffen sind. Viele dieser Zellen nehmen vom Silber eine schwarze Färbung an, andere bleiben farblos und treten zwischen den sie umgebenden Epithelzellen als helle, granulirte Gebilde deutlich hervor. Auf jenen Stellen des mehrschichtigen Epithels, wo die eben genannten Zellen anzutreffen sind, lässt sich im Falle, wenn die Zellen vom Silber ungefärbt geblieben sind, bemerken, dass sie von einem sehr dichten Netze umflochten werden, welches aus sehr dünnen, varicösen Nervenfädchen besteht. Auf Querschnitten durch die Becherzellen konnte man oft bemerken, wie das eine oder andere Nervenfädchen um den ganzen Querschnitt der Zelle gelagert war und sich eng an deren Fläche anlegte. Den Ursprung der die Becherzellen umflechtenden Nervenfädchen sorgfältig untersuchend, konnte ich feststellen, dass sie immer mit den Nervenästchen in Verbindung standen, von welchen die intraepithelialen Fäden, welche die Epithelzellen umgaben, sich absonderten und sich von ihnen in nichts unterschieden. Derartige Beobachtungen scheinen mir darauf hinzuweisen, dass die die Becherzellen umspinnenden Fäden ihrem Charakter und Ursprung nach zu den

intraepithelialen Fäden gerechnet werden müssen und folglich den die Zellen des Pflasterepithels umgebenden Fäden gleich zu achten sind.

Verhältniss der Nerven zu den Endknospen (Fig. A). Die Meinungen verschiedener Forscher, die das Verhältniss der Nerven zu den Geschmacksapparaten bei Säugethieren und Fischen untersucht haben, weichen mehr oder weniger von einander ab. Fusari (3) und Panasci, welche als die Ersten die Golgi'sche Methode zur Erforschung der Endapparate des Geschmacksnerven bei den Säugethieren anwandten, behaupten, dass die Central-Fortsätze der Geschmackszellen direkt in Nervenfasern übergehen. v. Lenhossék, welcher die Geschmacksknospen bei Säugethieren und Fischen untersuchte, kam zu dem Schlusse, dass dünne Nervenfäden die Geschmacksknospen (bei den Säugethieren) umflechten, oder radial von der Mitte zur Seite ihrer Basis ausgehen und von dort längs ihrer Oberfläche zur Spitze ziehen, sowie um die Geschmackspore herum frei enden (bei Fischen). Ins Innere der Endknospen dringen, nach v. Lenhossék, die Nerven nicht und stehen in keinem directen Zusammenhange mit den Geschmackszellen.

Retzius (4) glaubt auf Grund seiner zahlreichen Untersuchungen, dass bei den Säugethieren die Nervenfasern ins Innere der Geschmacksknospen dringen und, sich in denselben verzweigend, frei enden. Bei den Fischen bilden, nach Retzius, die Nervenäste an der Basis der Geschmacksknospen ein Geflecht, von welchen varicöse Fäden sich abzweigen, welche die Geschmacksknospen an der Peripherie umgeben und hier in verschiedenem Niveau frei enden.

Endlich fanden Arnstein (5) (bei Säugethieren) und P. Jaques (6) (bei Säugethieren und beim Menschen), dass die Nervenfäden ins Innere der Geschmacksknospen dringen und, nachdem sie in denselben in zahlreiche Fäden zerfallen sind, die Stütz- und die Geschmackszellen umspinnen. Auf Grund der mitgetheilten Beobachtungen kommt Arnstein unter anderem zu dem Schlusse, „dass ein Theil der varicösen, gefärbten, in den Knospen gelegenen Fäden Geschmacks-, ein anderer Theil einfach sensiblen Nerven angehört. Es ist mehr als wahrscheinlich, dass den Geschmacksnerven diejenigen Fäden gehören, welche die Axen- (Geschmacks)- Zellen umspinnen“ (p. 16).

Meine Untersuchungen des Geschmacksapparates bei den Ganoideen erlauben mir, was den Charakter und die Beziehungen der die Geschmacksknospen zusammensetzenden Elemente zu den Nerven betrifft, folgende Meinung auszusprechen: Die Geschmacksknospen werden aus Stütz- und Geschmackszellen zusammengesetzt, wobei die letzten ihrem Verhalten dem Methylenblau gegenüber, hauptsächlich aber dem Charakter ihrer centralen und peripheren Fortsätze nach, unstreitig zu den Sinnes-Nervenzellen gezählt werden müssen. Die peripheren Fortsätze der Geschmackszellen enden spitz oder abgestumpft am Gipfel der Geschmacksknospe, welche den Boden der trichterförmig erweiterten Geschmackspore einnimmt. Die centralen Fortsätze aller Geschmackszellen einer Knospe kreuzen sich, nachdem sie sich vorher in einige Fäden gespalten haben, unter einander und bilden an der Basis der Knospe ein Endgeflecht.

In jeder Geschmacksknospe enden markhaltige Nervenfasern von zweierlei Art: die einen verzweigen sich an der Basis der Geschmacksknospe und bilden ein subgemmales (subbasales) Geflecht, deren Fäden mit Sprosen (Verdickungen) verschiedener Form besetzt sind; die anderen verzweigen sich im Innern der Geschmacksknospe und bilden, sowohl die Geschmacks- als auch die Stützzellen umspinnend, ein intragemmales Geflecht. Das subbasale Geflecht tritt durch Contact in enge Beziehung mit den sich verflechtenden Verzweigungen der centralen Fortsätze der Geschmackszellen und muss, allem Scheine nach, als eine Endverzweigung der Geschmacks-Sinnes-Nerven aufgefasst werden. Das intragemmale Geflecht steht in directer Beziehung mit dem perigemmalen Geflechte und wird wahrscheinlich gleich diesem aus sensiblen Nerven gebildet.

Literatur-Verzeichniss.

1. M. v. Lenhossék, Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. Anat. Anzeiger, Nr. 4. 1893. — Derselbe, Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden. 1894.
2. G. Retzius, Die Nervenendigungen in den Endknospen resp. Nervenhügeln der Fische und Amphibien. Biologische Unters.,

Neue Folge IV, 1892, p. 33. — Derselbe, Ueber Geschmacksknospen bei Petromyzon. Biolog. Unters., Neue Folge V. 1893, pag. 69.

3. Fusari et Panasci, Les terminaisons des nervs dans la muquese et dans les glandes sereuses de la langue. Archives italiennes de Biologie, 1891.
4. G. Retzius, Die Nervenendigungen in dem Geschmacksorgan der Säugethiere und Amphibien. Biolog. Unters., Neue Folge IV, 1892, p. 19—26.
5. Arnstein, Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XLI. 1893.
6. P. Jacques, Terminaisons nerveuses dans l'organe de la gustation. Travaux du Laboratoire d'Anatomie de la Faculté de Médecine de Nancy. 1894.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIII—XXXIV.

Fig. 1. Querschnitt der Hauptbartel des Sterlets an der Abzweigungsstelle der secundären Bartel. a) Epithel; b) Endknospen mit gefärbten Geschmackszellen; c) Bindegewebsstroma der Bartel; d) centrale Muskelschicht; e) Blutgefässe; f) Nervenstämmchen. Obj. 2 Reichert's.

Fig. 2. Endknospen des Sterlets mit nach der Golgi'schen Methode gefärbten Stützzellen. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 3. A, B, C, D, E u. F. Endknospen des Sterlets mit nach der Golgi'schen Methode gefärbten Geschmacks- (Sinnes-) Zellen. B u. D) Durch Verzweigungen der Central-Fortsätze der Geschmackszellen gebildetes Geflecht. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 4. A u. B. Endknospen mit nach Golgi'scher Methode gefärbten Geschmackszellen und intragemmalen (a) Nervenfasern. Auf Fig. 4 B theilt sich ein peripherer Fortsaz einer Geschmackszelle in zwei Aestchen. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 5. Durchschnitt durch die Schleimhaut der Lippen des Sterlets. a) Epithel; b) Geschmacksporen; c) Endknospen mit gefärbten Gesckmackszellen; d) Nervenstämmchen mit zu der Basis abzweigenden Aestchen, wo dieselben das subgemmale Geflecht bilden. Methylenblaufärbung. Obj. 4 Reichert's.

Fig. 6. A, B. C u. D. Endknospen des Sterlets mit durch Methylenblau gefärbten Geschmackszellen und intragemmalen Nervenfasern. a) Epithel; b) Nervenästchen, die mit dem subgemmalen Geflechte enden; c) intragemmale Nervenfäden; d) Geschmacksporen. Auf Fig. A haben sich die Endknospen von dem unterliegenden Bindegewebe zusammen mit dem aus den

centralen Fortsätzen der Geschmackszellen gebildeten Geflechte gelöst. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 7. A u. B. Endknospen des Sterlets nach der Methode Golgi's gefärbt. a) Epithel; b) Nervenästchen, welche an der Basis der Knospen ein subgemmales Geflecht bilden; c) Fäden des intraepithelialen Geflechtes; d) Fäden des perigemmalen Geflechtes. Obj. 6. Reichert's.

Fig. 8. A, B u. C. Flächenschnitte durch die Hauptbartel des Sterlets. a) Epithel; b) das subgemmale Geflecht bildende Nervenästchen; c) Nervenfäden des perigemmalen Geflechtes. Nach Golgi's Methode. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 9. A, B u. C. Endknospen aus der Lippenschleimhaut (B u. C) und der Haut der Barteln (A) des Sterlets; a) Epithel; b) das perigemmale und intraepitheliale Geflecht bildende Nervenfasern und Aestchen. Auf Fig. A u. B ist zu sehen, wie die Endverzweigungen einer Nervenfaser ein intraepitheliales und ein perigemmales Geflecht bilden. Fig. A durch Obj. 5, die übrigen durch Obj. 6 Reichert's gezeichnet. Nach Golgi's Methode.

Fig. 10. Endknospe des Sterlets, mit sie umflechtenden Nervenfäden. Nach Golgi's Methode. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 11. Querschnitte der Endknospen aus der Bartel des Sterlets. a) Epithel; b) intra- und perigemmale, sowie auch intraepitheliale Nervenfäden. Nach Golgi's Methode. Obj. 5 Reichert's.

Fig. 12. A u. B. Längs- und Querschnitt der secundären Barteln des Sterlets. a) Epithel; b) aus Nervenfasern in dem Gewebe der Haut und unter dem Epithel der Barteln gebildetes Geflecht; c) Nervenästchen und Fäden, deren Endverzweigungen ein intraepitheliales und perigemmales Geflecht bilden. Nach Golgi's Methode. Obj. 4 Reichert's.

Fig. A). Schema der Endigungen von Geschmacks (a)- und sensibl. Nerven (b) in den Endknospen.

Alle Figuren sind mit Hilfe der Oberhäuser'schen Camera-lucida gezeichnet.

Die Nerven der Lymphgefässe.

Von

A. S. Dogiel,

Professor der Histologie an der Universität zu St. Petersburg.

Hierzu Tafel XXXV.

Die Frage über die Beziehung der Nerven zu den Lymphgefässen blieb, trotz des Interesses, welches sie beanspruchen kann, bis heute vollständig offen, und in allen alten und neuen Lehrbüchern der Histologie, sowie auch in der Specialliteratur über das lymphatische System wird sie gewöhnlich mit Schweigen umgangen.

Soweit mir bekannt ist, existiren bloss Angaben (von Ranvier[1]) und besonders Wl. Welikyj[2]) über die Beziehungen der Nerven zu den Lymphcysternen bei einigen niederen Wirbelthieren (Frosch, Salamander u. a.). Die zur Untersuchung der Nerven der Lymphgefässe angewandten Mittel Osmiumsäure und Chlorgold gaben negative Resultate. Was die neuesten Methoden der Färbung des Nervengewebes, sowohl die Golgi'sche, als auch die Ehrlich'sche, durch welche eine so vollständige und so leichte Färbung der Nerven der Blutgefässe erzielt wird, betrifft, so wurden dieselben entweder gar nicht zum genannten Zwecke bei den Lymphgefässen angewandt, oder müssen keine Resultate ergeben haben, da ich in dieser Hinsicht gar keine Angaben in der neueren Literatur vorfand. Erst in der letzten Zeit, als meine Arbeit schon druckfertig war, fand ich in der Schrift Timofeef's[3]) eine kurze Angabe über die Nerven der Lymphgefässe im Funiculus spermaticus des Kaninchens. Der

1) Ranvier, Journal de micrografie. Pelleton, Leçons d'anatomie, 1880. Derselbe, Traité technique d'Histologie.

2) M. Welikyj, Einige Beiträge zur Histologie, Anatomie und Physiologie der lymphatischen Herzen. Anhang zum L. Bande der „Mémoires de l'Academie Imp. de Sciences de St. Petersburg", 1883.

3) D. Timofeef, Ueber die Nervenendigungen in den männlichen Geschlechtsorganen der Säugethiere und des Menschen. Dissert. Kasan 1896 (russisch).

Autor sagt Folgendes über das Verhältniss der Nerven zu diesen Gefässen: „Die ziemlich grossen Lymphgefässe, welche vom Testis zum Funiculus spermaticus ziehen, erhalten vom allgemeinen, in demselben liegenden Geflechte dünne marklose Nervenäste. Diese Aeste bilden, wie ich es beobachten konnte (Fig. 1, Taf. II), sich in Zweige teilend (*a*, *a*), welche unter einander anastomosiren, ein grobmaschiges Geflecht um die Wände der genannten Gefässe, von welchem sehr dünne varicöse Endfäden (*b*, *b*) abzweigen; die letzten verzweigen sich ihrerseits wiederum und ziehen hauptsächlich an der Längsachse des Gefässes hin, sich eng an die Wände desselben legend.“ Auf Grund der eben angeführten Ergebnisse stellt T i m o f e e f die ziemlich gewagte Voraussetzung auf, dass diese Nerven als secretorische anzusehen wären (p. 127).

Bei der Färbung der Nerven in der Penis- und Präputiumhaut des Menschen mit Methylenblau richtete ich meine Aufmerksamkeit zuerst ganz zufällig darauf, dass öfters in dem lockeren Bindegewebe und sogar in der Pars reticularis corii einige von den dort gelegenen Lymphgefässen genügend deutlich zu sehen sind. Infolge der mehr oder weniger intensiven Färbung der glatten Muskeln, welche in der Wand der dicken lymphatischen Stämme liegen, treten gewöhnlich die letzteren ganz deutlich mit den für die Lymphgefässe charakteristischen, perlschnurförmigen Ausbuchtungen hervor und mit der eigenartigen Gruppirung der glatten Muskelfasern, wodurch man sie ohne Mühe von den venösen Gefässen unterscheiden kann. Zieht man noch in Betracht, dass in der genannten Gegend die Nerven sich leicht mit Methylenblau färben, so war die Annahme nahe, ob es nicht möglich wäre, ihr Verhältniss zu den Lymphgefässen aufzuklären, was sich denn auch bald bewährtete.

Auf vielen Präparaten der Penis- und Präputiumhaut, welche mit Methylenblau gefärbt, darauf fixirt und auf ein Objectglas so gelegt waren, dass die Epithelseite der Haut nach unten gekehrt war, konnte man Lymphgefässe von verschiedenem Kaliber sehen. Die glatten Muskelfasern der Wand eines beliebigen Gefässes waren gewöhnlich stellenweise intensiv, stellenweise sehr schwach gefärbt. Im ersten Falle trat der Umriss des Gefässes gewöhn-

lich sehr deutlich hervor, dagegen an den Stellen, wo die Muskelelemente schwächer gefärbt waren, weniger scharf, jedoch immerhin klar genug, dass es bis zu der Stelle verfolgt werden konnte, wo die Muskelzellen wieder intensiver gefärbt waren. An den Orten, wo in der Wand des Lymphgefässes sich die Zellen der glatten Muskeln gut gefärbt haben, sieht man, wie sie sich unter einander in verschiedenen, hauptsächlich schiefen, Richtungen verflechten und ein ziemlich dichtes Geflecht bilden, welches besonders deutlich in den perlschnurförmigen Ausbuchtungen der Gefässe hervortritt.

Doch ausser den Muskelzellen färben sich auf denselben Präparaten auch die Nerven der Lymphgefässe, wobei ihre Vertheilung und ihr Verhältniss zu der Gefässwand am besten an den Stellen untersucht werden kann, wo die Färbung der Muskelelemente des Gefässes am wenigsten intensiv ist, oder wo nicht alle, sondern nur einige Muskelzellen eine intensive Färbung erhalten haben. Die zu den Lymphgefässen hinziehenden Nerven gehören, soweit ich beobachten konnte, zu den marklosen. Dieselben treten als sehr dünne Stämmchen, Aestchen, und einzelne Fasern zum Gefäss heran und ziehen Anfangs mit demselben an der Gefässwand mehr oder weniger parallel der Längsachse des Gefässes hin, wobei sie sich nicht selten an den Theilungsstellen des Gefässes gleichfalls in dünne Zweige theilen, welche darauf jedem Aste des betreffenden Gefässes folgen. Von den eben angeführten Nervenstämmchen, Fasern und Aestchen theilen sich unterwegs viele dünne Nebenzweige ab, welche sich wiederum vielmals theilen und, sich unter einander verstrickend, um das Gefäss herum ein ziemlich dichtes Geflecht bilden. Die Maschen dieses Geflechtes besitzen eine vieleckige Form und erscheinen meistens mehr oder weniger in der Richtung der Längsachse ausgezogen (Fig. 1). Betrachtet man das genannte Geflecht mit starken Systemen, so kann man sich leicht überzeugen, dass dasselbe, wie ich bereits oben bemerkt habe, sowohl aus einzelnen Remak'schen Fasern, als auch aus durch deren Theilung entstandenen Zweigen verschiedener Dicke und dünnen oft varicösen Fäden gebildet wird; in der Richtung dieser Fasern und an ihren Theilungsstellen liegen gewöhnlich runde oder ovale Kerne, welche sich mit Methylenblau schwächer, als die Fasern selbst färben. Die genannten Fasern und die aus ihrer Theilung ent-

standenen Zweige bestehen, wie man aus Fig. 1B ersieht, aus dünnen Fäden, welche an den Theilungsstellen, sich unter einander verflechtend, Verdickungen von dreieckiger oder unregelmässiger Form bilden. Die Dichtigkeit des Nervengeflechtes nimmt, wie es scheint, mit der Abnahme des Durchmessers des Gefässes selbst und der Zahl der seine Wand zusammensetzenden Muskelzellen ab. Manchmal färbt sich ein solches Geflecht in der Richtung eines Gefässes auf eine bedeutende Strecke und ist sogar auf den Stellen des Gefässes, wo die Muskelzellen intensiv gefärbt sind, deutlich genug zu sehen; manchmal aber sieht man die Färbung desselben nur an einem begrenzten Theile der Gefässwand, oder das Geflecht bleibt auch gänzlich ungefärbt.

Vom genannten Geflechte zweigen sich, soweit ich bemerken konnte, dünne varicöse Fäden ab, welche in Quer-, Schief- und Längsrichtung zur Muskelschicht ziehen, wo sie oft in einige dünnere Fäden zerfallen. Wahrscheinlich stehen die genannten Fäden zu den Muskeln der Lymphgefässe in ebensolchem Verhältnisse, wie die Nerven zu der Muskelschicht der Blutgefässe (Fig. 1b).

Vergleicht man das von den Remak'schen Fasern um die Lymphgefässe gebildete Geflecht mit einem ähnlichen Geflechte um die Wände der grossen Arterien und Venen, was nicht selten auf ein und demselben Präparate vorgenommen werden kann, so ist es nicht schwer, zwischen ihnen einen gewissen Unterschied zu bemerken: das die Blutgefässe, insbesondere die Arterien, umgebende Geflecht ist bedeutend dichter und engmaschiger, als diejenigen, welche die Lymphgefässe umgeben, wobei sie meistentheils in mehr oder weniger senkrechter Richtung zur Längsachse des Gefässes stehen.

Da ich mir nicht nur die Beziehung der Nerven zu den verhältnissmässig grossen, mit einer Muskelschicht umgebenen Lymphgefässen, sondern auch zu den kleinen klarlegen wollte, wählte ich als Object für diese Untersuchungen die Gallenblase der Säugethiere (Hund und Katze), weil erstens ihre äussere Bindegewebsschicht sehr reich an Lymphgefässen ist und zweitens die Lage der letzteren mir schon lange, in Folge zahlreicher Injectionen mit Silbernitrat und gefärbten Leimmassen, wohl bekannt war.

Die Nerven der Gallenblase wurden mit Methylenblau nach

dem von mir in der Arbeit: „Zur Frage über den feineren Bau des sympathischen Nervensystems etc.“ (Archiv f. mikroskop. Anat., Bd. 46) beschriebenen Verfahren gefärbt, wobei die Präparate entweder einfach mit einer Lösung von pikrinsaurem Ammon oder mit einer zu demselben in geringer Menge hinzugefügten 1% Osmiumlösung fixirt wurden. Die Schleimhaut der Gallenblase wurde, zuweilen zusammen mit der darunter liegenden Muskelschicht, vorsichtig vermittels einer Pincette abgetrennt und die äussere Bindegewebsschicht mit oder ohne Muskelschicht auf einen Objektträger so in Glycerin gelegt, dass ihre freie oder mit der Leber verbundene Oberfläche zum Beobachter gerichtet war. Bei solch einer Behandlungsweise der Gallenblase treten die dicken Lymphgefässe, welche in der äussersten Schicht des äusseren Bindegewebes liegen, gewöhnlich ziemlich deutlich hervor, obgleich sie nur selten von der sie erfüllenden Lymphe erweitert erscheinen. Was die kleinen Lymphgefässe betrifft, welche ein dichtes Netz in der tieferen, der Muskelschicht direct anliegenden Bindegewebeschicht bilden, so treten sie weniger deutlich hervor. In jenen Fällen aber, wenn die Gefässe von Lymphe erfüllt waren, oder wenn das Bindegewebe eine schwach violette Färbung annahm, waren sie deutlich als farbige oder helle Streifen auf bleich-violetter Unterlage zu sehen. Untersucht man die Beziehungen der Nerven zu diesen Lymphgefässen an den nach der eben genannten Methode behandelten Präparaten, so kann man bemerken, dass sowohl Nervenstämmchen, welche aus einzelnen Remak'schen Fasern zusammengesetzt sind, als auch die die Gefässe in ihrer ganzen Ausdehnung begleitenden einzelnen Fasern unterwegs dünne Seitenzweige entsenden, welche, wiederum in eine gewisse Zahl noch dünnerer Zweige und Fäden zerfallend, um die Wand der Gefässe herum ein breitmaschiges Geflecht bilden. Da die beschriebenen Lymphgefässe sehr dünn sind und ihre Wände nur eine sehr geringe Zahl Muskelelemente enthalten, so fallen sie leicht zusammen, wodurch das sie umgebende Nervengeflecht nicht mit solcher Deutlichkeit, wie in den an Muskelelementen reichen Lymphgefässen der Haut, hervortritt. Was die Nerven jener Schicht der Bindegewebeshaut der Gallenblase betrifft, in welcher die Netze der kleinen Lymphgefässe liegen, so färben sie sich gewöhnlich äusserst leicht und sind in Folge dessen fast auf jedem Präparate zu sehen, indem sie in

der genannten Schicht ein sehr dichtes, fast ausschliesslich aus Remak'schen Fasern zusammengesetztes Geflecht bilden. An der Bildung des Geflechtes nehmen sowohl dünne Stämmchen und einzelne Fasern, als auch durch deren Theilung entstandene Zweige und Fäden Antheil; den Fasern entlang, so wie auch an deren Theilungsstellen liegen runde und ovale Kerne. Leicht kann man eine gewisse Regelmässigkeit in der Vertheilung der das Geflecht zusammensetzenden Stämmchen, Fasern und Zweige bemerken: in den meisten Fällen gehen zwei Fasern oder eine Faser und irgend ein Zweig oder Stämmchen zuerst mehr oder weniger parallel, indem sie auf grösserer oder geringerer Entfernung von einander liegen, dann gehen sie auf irgend einer Stelle ein wenig auseinander, nähern sich wieder u. s. w.; oft biegen sie unterwegs bogenförmig um, wobei sie wiederum Zweige und Fäden entsenden, welche auf ihrem weiteren Wege in demselben Verhältnisse zu einander stehen. Die in der Längsrichtung verlaufenden Fäden und Zweige entsenden eine geringe Zahl mehr oder weniger kurzer und dünner Zweigchen, welche zwischen den genannten parallelen Fasern und Zweigen ein breitmaschiges Geflecht bilden (Fig. 2). In Folge der eben beschriebenen eigenartigen Richtung der Nervenfasern und Zweige treten die Umrisse der ziemlich breiten, sich verschiedenartig windenden und stellenweise angeschwollenen Lymphröhren deutlich hervor.

In gewissen Fällen, bei einer unvollständigen Färbung der Nerven, wenn viele Seitenzweige ungefärbt bleiben, treten die Umrisse der genannten Röhren in Folge der längs denselben ziehenden Nervenstämmchen, Zweigen und Fasern besonders deutlich hervor, so dass, wenn man sie schwacher Vergrösserung mit dem Zeichenapparate nachbildet, man eine klare Vorstellung von ihrer Form, Richtung, Lage etc. bekommt. Vergleicht man die Form der Röhren selbst, ihre perlschnurförmigen Ausbuchtungen u. a. mit dem Netzwerke der kleinen, mit blauer Injectionsmasse gefüllten Lymphgefässe, so kommt man zu dem Schlusse, dass sie nichts anderes vorstellen, als dieselben kleinen Lymphgefässe, welche nur durch das sie umgebende Nervengeflecht gekennzeichnet sind. Nicht selten sind einige der genannten Gefässe mit geronnener Lymphe erfüllt, oder es treten auf ihren Wänden gleichzeitig mit Nerven auch die Grenzen der Endothelzellen und sogar die schwach gefärbten Zellen der glatten Muskeln hervor

(Fig. 2). Auf solchen Präparaten sind die Umrisse der Gefässe dann sehr deutlich zu sehen, und man kann sich vollkommen davon überzeugen, dass nicht nur die grossen, sondern auch die kleinen Lymphgefässe, welche in der äusseren Bindegewebsschicht der Gallenblase ein dichtes Netzwerk bilden, von dünnen Nervenzweigchen umgeben werden, welche durch Theilung der Remak'schen Fasern entstanden sind. Es ist bemerkenswerth, dass einige Nerven, welche die Lymphgefässe umflechten, sich von den längs den Blutgefässen ziehenden Stämmchen abzweigen.

Zieht man in Betracht, dass von dem die grossen Lymphgefässe umgebenden Geflechte öfters, wie oben erwähnt wurde, dünne Nervenfäden zur Muskelschicht sich abzweigen, so ist es, wie mir scheint, am richtigsten anzunehmen, dass die Nerven der Lymphgefässe nicht zu den secretorischen, wie es Timofeef voraussetzt, sondern zu den motorischen Nerven zu stellen wären.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXV.

Fig. 1. Ein grosses Lymphgefäss aus der Haut des Präputium des Menschen; *a* Nervenzweige ein Gefäss verflechtend, mit von denselben zu der Muskelschicht ziehenden Fäden (*b*). Obj. 3 Reichert's. Zeichenapparat. *B* Ein Theil des Nervengeflechts bei Obj. 6 Reichert's gezeichnet.

Fig. 2. Kleine Lymphgefässe aus der Gallenblase des Hundes mit den dieselben umflechtenden Nerven (*a*). Obj. 3 Reichert's. Zeichenapparat.

Ueber den Bau der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen.

Von

Prof. **E. Korschelt** in Marburg.

Meine vor Kurzem an dieser Stelle gegebene Darstellung vom feineren Bau der Kerne in den Spinndrüsen verschiedener Raupen hat durch Fr. Meves eine abweichende Deutung erfahren[1]). Da ich die von ihm vorgetragene Anschauung über die Structur der Spinndrüsenkerne nach meinen Erfahrungen nicht für die richtige halten kann, so sehe ich mich genöthigt, meinen Standpunkt in dieser Frage nochmals festzustellen.

Als hauptsächliches Ergebniss meiner Untersuchung betrachte ich den Nachweis von dem Vorhandensein einer feinen Körnelung sowohl im lebenden wie auch im conservirten Kern. Die Kerne zeigen ein aus Knotenpunkten (Makrosomen) und Fäden bestehendes Gerüstwerk, sowie die in dessen Lückenräumen gelegenen feinen Körnchen (Mikrosomen). Während die Makrosomen in manchen Kernen in grosser Menge vorhanden sind und dementsprechend stark überwiegen, treten sie in anderen Kernen mehr zurück und dann erscheint der Kern grösstentheils oder in manchen Fällen ausschliesslich von Mikrosomen erfüllt. An den Makrosomen lässt sich des Oefteren eine Zusammensetzung aus Körnchen nachweisen, welche den Mikrosomen ihrem ganzen Verhalten nach ähnlich sind. Somit hielt ich es für nicht unwahrscheinlich, dass die Mikrosomen das Material zur Bildung der Makrosomen liefern. Makrosomen und Mikrosomen konnten, wie erwähnt, im lebenden Kern und in gefärbten Präparaten nachgewiesen werden. Estere zeigen im Allgemeinen ein weit stärkeres Färbungsvermögen als letztere. Die in verschiedenen Drüsen oder sogar in ein und derselben Drüse sehr wechselnde Structur der Kerne führte ich auf die verschiedenen Thätigkeitszustände der secer-

1) E. Korschelt, Ueber die Structur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. 47. Bd. S. 500, 1896. — Fr. Meves, Zur Structur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Ebenda 48. Bd. S. 573, 1897.

nirenden Zelle zurück, welche sich wahrscheinlicher Weise auch in der Beschaffenheit der Kerne äussern.

Die Spinndrüsenkerne erwiesen sich nach diesen Untersuchungen als ein Object, welches die mehrfach beschriebene, als eine „Structur des Kernsafts" angesprochene Körnelung auch im Leben erkennen lässt. Diese Körnelung hatte man zwar schon bei verschiedenen Objecten im conservirten und gefärbten Zustand kennen gelernt, doch war man vielfach geneigt, sie als ein durch die Einwirkung der Reagentien hervorgerufenes Kunstproduct anzusehen. Zu denen, welche dem wirklichen Vorhandensein der Mikrosomen im lebenden Kern ein gewisses Misstrauen entgegenbringen, gehört Flemming. Diesen Zweifel behält er gegenüber meinen Untersuchungen ebenfalls bei, indem er bei Gelegenheit seines vorjährigen Berichtes die Möglichkeit einer anderen Deutung meiner Befunde erörtert[1]). Die von mir als Knotenpunkte des Gerüstwerks beschriebenen und als Makrosomen bezeichneten Gebilde deutet er als Nucleolen. Die Mikrosomen dagegen seien als Chromatin anzusehen, welches demnach in diesen Kernen in Gestalt ausserordentlich zahlreicher dicht gedrängter Körnchen vorhanden wäre. Dieser von Flemming über die Ergebnisse meiner Untersuchung ausgesprochene Zweifel findet seinen weiteren Ausdruck in der Arbeit von Meves.

Auf Grund verschiedener mit den Spinndrüsen vorgenommenen Färbungen erklärt auch Meves die von mir als Makrosomen bezeichneten und dem Chromatin zugerechneten Gebilde für Nucleolen und hält dementsprechend die Mikrosomen für das eigentliche Chromatin. Die Betrachtung der von ihm mitgetheilten Figuren macht eine derartige Auffassung zunächst nicht unwahrscheinlich. Man sieht hier die Mikrosomen in einer sonst dem Chromatin eigenthümlichen Weise gefärbt, während die Makrosomen sich wie Nucleolen verhalten. Dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, dass die Makrosomen eine abgerundete und (mit Ausnahme derer in der letzten Figur) sogar eine zumeist kugelrunde Gestalt zeigen, wodurch sie um so eher wie Nucleolen erscheinen. Ich fand sie dagegen, wie auch meine Figuren erkennen lassen, gewöhnlich unregelmässig geformt, meist mit

1) Merkel-Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 5. Bd. S. 316, 1896.

Ecken versehen und in Spitzen ausgezogen. Darauf möchte ich besondern Werth legen, weil dieses Verhalten mit meinen Beobachtungen am lebenden Object übereinstimmt, an welchem man, wie erwähnt, die Makrosomen als Knotenpunkt des Gerüstwerks in dessen Fäden übergehen sieht. Uebrigens giebt es Fälle, in denen die Makrosomen sich abrunden, nämlich dann, wenn die Fäden stark oder fast gänzlich zurücktreten, wie dies auch aus einigen der von mir gegebenen Zeichnungen ersichtlich ist. Aus Meves' Darstellung möchte man entnehmen, dass er es mit derartig structurirten Kernen zu thun hatte. Solche Kerne pflegen sich auch durch das Vorhandensein einer nur geringen Zahl von Makrosomen auszuzeichnen. In anderen Fällen erscheint der Kern ziemlich dicht mit Makrosomen erfüllt, wie dies ebenfalls aus meinen Abbildungen lebender und gefärbter Kerne hervorgeht.

Dadurch, dass in den von Meves mitgetheilten Figuren die Makrosomen abgerundet und zumeist sogar kugelförmig erscheinen, gewinnt man allerdings leicht den Eindruck, als ob man es mit Nucleolen zu thun habe, welche Auffassung noch dadurch verstärkt wird, dass Kerne mit besonders zahlreichen Makrosomen nicht zur Abbildung gelangten. Wie erwähnt, besitzen die Makrosomen nach meinen Erfahrungen nur in besonderen Fällen diese runde Gestalt, während sie für gewöhnlich eckig, in Spitzen ausgezogen und spindelförmig gestaltet sind. Dieses Verhalten trägt von vornherein dazu bei, den Makrosomen in meinen Präparaten nicht den Charakter von Nucleolen, sondern von chromatischer Substanz zu verleihen. In Verbindung mit den am lebenden Kern gemachten Beobachtungen erscheint diese Structur der gefärbten Kerne nicht ohne Bedeutung.

Meine Beschreibungen und die Abbildungen der gefärbten Kerne sollen die der lebenden ergänzen, und ich muss gerade auf das Verhalten im Leben grosses Gewicht legen, im Gegensatz zu Meves, welcher dem lebenden Kern keinerlei Beachtung schenkt. Im Leben erkennt man im Kern das aus Makrosomen und Fäden bestehende Gerüstwerk, welches man beim Vergleich mit der Structur anderer Zellen nur für Chromatin erklären kann. Bei der Untersuchung ist zu berücksichtigen, wie ich hier ausdrücklich bemerken möchte, dass nicht in jeder Drüse die Kernstructur in gleicher Weise zu erkennen ist, denn es hängt dies

nicht nur von der Beschaffenheit der Drüse selbst, sondern höchst wahrscheinlich auch von dem Secretionszustand der einzelnen Zellen ab.

Um die Natur der geformten Theile im Kern zu prüfen, wandte ich unter Anderem das Biondi'sche Farbengemisch (mit einem verstärkten Zusatz von Methylgrün) an und erhielt dabei die Makrosomen grün, die Mikrosomen roth und zwar rein rosenroth gefärbt. Hier liegt der Hauptunterschied meiner Befunde mit denen von Meves. Er bekam mit der Biondi'schen (nach Heidenhain's Angabe angewandten) Lösung rothe Makrosomen und grüne Mikrosomen. Nach seinen Abbildungen zu urtheilen, muss die Färbung ebenso klar und scharf differencirt sein, wie die meine, nur dass sie eben das gerade Gegentheil zeigt. Eine Aufklärung vermag ich dafür ebensowenig zu geben, wie Flemming und Meves, denn dass der stärkere Zusatz von Methylgrün ausschlaggebend sei, kann ich nicht für wahrscheinlich halten[1]). Die Makrosomen hielten den grünen Farbstoff fest, während ihn die Mikrosomen zuerst abgaben, verhielten sich also gerade umgekehrt, wie es Meves beobachtete. Meine Präparate zeigten, wie ich ausdrücklich hervorheben möchte, in grosser Uebereinstimmung die von mir unter möglichst genauer Wiedergabe der Farbentöne abgebildete Färbung.

Wenn man von einer etwaigen Verschiedenheit der verwendeten Farbstoffe absieht, könnte eine Erklärung des völligen Auseinandergehens unserer Ergebnisse darin gefunden werden, dass man eine Aenderung nicht nur der morphologischen, sondern auch der physikalisch-chemischen Elemente des Kerns in verschiedenen Thätigkeits-(Secretions-)zuständen der Drüsenzelle annähme. Ich selbst bin jedenfalls geneigt, weitgehende Umänderungen in der Beschaffenheit der Kerne anzunehmen und habe solche auch gerade für die Spinndrüsenkerne beschrieben. Wo solche bedeutende morphologische oder Structurveränderungen im Kern sich abspielen, wird auch die Möglichkeit des Vollzugs physikalisch-chemischer Umänderungen nichts Unwahrscheinliches an sich haben.

---

1) Die von einigen Autoren, z. B. von F. Rosen u. A. Fischer gemachten Angaben, dass dieselben Kernbestandtheile bei etwas abweichender Behandlungsweise mit den gleichen Farbstoffen eine sehr verschiedene, ja geradezu entgegengesetzte Färbung annehmen können, möchte ich hier nicht heranziehen, obwohl auch dieser Gedanke nahe liegt.

Ich suchte es für die Spinndrüsenkerne wahrscheinlich zu machen, dass die Mikrosomen sich gruppenweise zusammenhäufen und sich zur Bildung von Makrosomen verdichten. Dieser Schluss wurde daraus gezogen, dass man an den Makrosomen oft eine Zusammensetzung aus Körnchen wahrnimmt, welche in Grösse und Färbung den Mikrosomen entsprechen. Von dem letztgenannten Umstand, nämlich der sehr oft vorkommenden und in verschiedenen Kernen mehr oder weniger deutlichen Zusammensetzung der Makrosomen aus Körnchen nimmt Meves keinerlei Notiz, obwohl mir dieser Punkt für ihre Beurtheilung nicht ganz unwesentlich zu sein scheint. Ich beschrieb Körnchengruppen, in denen die einzelnen Mikrosomen noch völlig deutlich vorhanden waren und andere, worin die Mikrosomen ihre Individualität bereits mehr verloren hatten, sodass die ganze Gruppe einem Makrosoma bereits ähnlich und auch äusserlich schon fester umgrenzt war. Mit dem Charakter von Nucleolen scheint mir dieses Verhalten wenig übereinzustimmen.

„Die Kerne der Spinndrüsen der Raupen sind ausserordentlich reich an Chromatin," sagt Meves. „Dieses ist in Form kleiner, fast durchweg gleich grosser Körner (die Mikrosomen Korschelt's) vorhanden; ausnahmsweise kommen auch grössere Ansammlungen von Chromatin in Form von Klumpen vor." Mit diesen „Ansammlungen von Chromatin" können jedenfalls nicht die von mir beschriebenen granulirten Makrosomen gemeint sein, da von einer Zusammensetzung aus Körnchen nirgends die Rede ist. Dagegen würden solche Chromatinklumpen thatsächlich den geformten Substanzen des Kernes entsprechen, welche ich als Makrosomen bezeichne.

Nach alledem bedauere ich, mich trotz der entgegenstehenden Färbungsergebnisse von Meves der Auffassung von der Nucleolennatur der Makrosomen nicht anschliessen zu können. Ich muss in dieser Hinsicht denjenigen Färbungen einen grösseren Werth beilegen, welche mit den am lebenden Object gemachten Beobachtungen übereinstimmen.

Wie ich eingehend beschrieb, zeigen sich die Kerne des Oefteren ziemlich dicht von Makrosomen erfüllt. Dies würde zwar zunächst gegen ihre Nucleolen- und für ihre Chromatin-

natur nichts beweisen, aber wenn ihre eckige und spindelförmige Gestalt und das damit zusammenhängende Ausziehen in Fäden hinzukommt, so spricht dieses Verhalten für ihre Auffassung als Bestandtheile des chromatischen Kerngerüstes, in dessen Lückenräumen die Mikrosomen liegen.

Höchst auffällig muss von jenem anderen Standpunkt das von mir selbst beschriebene Verhalten derjenigen Kerne erscheinen, in welchem allein Mikrosomen vorhanden sind, denn es scheint zu Gunsten der Auffassung zu sprechen, welche in den Mikrosomen das Chromatin sieht. Ich konnte jedoch schon damals in diesem Verhalten keine Schwierigkeit finden, weil ich die Umwandlungsfähigkeit der Mikrosomen in Makrosomen für wahrscheinlich hielt und annahm, dass sich die Makrosomen aus dem Mikrosomenmaterial ergänzen. Ich würde auch nichts dagegen einzuwenden haben, wollte man die Mikrosomen als chromatische Substanz betrachten, doch muss ich daran festhalten, dass die Makrosomen einem (für gewöhnlich als Chromatin bezeichneten) Gerüstwerk angehören. Ob man überhaupt achromatische, chromatische Substanz und Nucleolen in allen Kernen so scharf auseinanderhalten kann, wie dies vielfach geschieht, ist mir höchst zweifelhaft. Wenn man in verschiedenen Zuständen der Kerne Nucleolen auftreten und wieder schwinden sieht, wird man annehmen müssen, dass sie sich aus den sogenannten achromatischen oder chromatischen Substanzen des Kerns, vielleicht aus beiden herausbilden. So können sich möglicher Weise auch die von mir als Makrosomen bezeichneten Theile in Nucleolen umbilden und das von Meves angegebene Auftreten von Vacuolen in ihnen würde damit seine Erklärung finden.

Zum Schluss möchte ich betonen, dass ich mich nach meinen eigenen Untersuchungen genöthigt sehe, auf dem früher eingenommenen Standpunkt zu verharren, nach welchem die Makrosomen dem chromatischen Gerüstwerk des Kernes angehören und die Mikrosomen einer dazwischen liegenden feinen Körnelung entsprechen, die somit bei dem vorliegenden Object auch im Leben als solche vorhanden ist.

Marburg i. H., den 5. Februar 1897.

Nachträgliche Bemerkungen über die Lymphdrüsen von Macacus rhesus Aud.

Von

Siegmund Schumacher, stud. med.

Am 11. Dezember 1896 hielt Dr. Rawitz einen Vortrag in der „Berliner physiologischen Gesellschaft", worin er meine Bemerkungen[1]), die sich gegen die Ergebnisse seiner Untersuchungen „über die Zellen in den Lymphdrüsen des Macacus cynomolgus"[2]) richteten, kritisirte.

Vorerst bemerkt Rawitz, dass die Artbezeichnung Macacus rhesus unrichtig sei und verweist diesbezüglich auf das Handbuch der Zoologie von Carus und Gerstäcker. Rawitz glaubt, dass ich Lymphdrüsen von Rhesus erythraeus untersucht habe.

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. von Lorenz, Custos am k. k. naturhistorischen Hof-Museum in Wien, bin ich in der Lage, die Richtigkeit der Bezeichnung „Macacus rhesus" zu beweisen.

Der ursprüngliche Name der betreffenden Art ist Macacus rhesus Audebert (1797)[3]); später wurde sie Simia erythraea Schreber (1840)[4]) genannt.

Will man den Gattungsnamen Rhesus wählen, so muss die Bezeichnung Rhesus rhesus Audeb. lauten und nicht, wie Rawitz glaubt, Rhesus erythraeus.

In seiner Veröffentlichung hält Rawitz jede mesenteriale Lymphdrüse von Macacus cynomolgus gleichwerthig einem

1) Schumacher, Ueber die Lymphdrüsen des Macacus rhesus. Dies Archiv Bd. 48, 1896.

2) Rawitz, Ueber die Zellen in den Lymphdrüsen des Macacus cynomolgus. Dies Archiv Bd. 45, 1895.

3) Audebert, Histoire naturelle des singes. 1797.

4) Schreber, Säugethiere, Supplement. 1840.

Rindenknoten mit Secundärknötchen der Lymphdrüse eines anderen Thieres. Saxer[1]) und ich erwähnten, dass die Marksubstanz der betreffenden Lymphdrüsen nicht zu identificiren sei mit einem Secundärknötchen, wie Rawitz es ursprünglich that. In seiner Erwiderung widerspricht sich der Autor, indem er von den Lymphdrüsen das Macacus cynomolgus sagt: — „Es fehlen hier die Secundärknötchen.“ Infolgedessen muss man annehmen, dass Rawitz über diesen Punkt seine Ansicht inzwischen geändert hat und seine untersuchten Lymphdrüsen nicht mehr gleichwerthig mit einem Rindenfollikel setzt. Es finden sich aber, wie bekannt, nicht nur bei Macacus Lymphdrüsen ohne Secundärknötchen, sondern auch bei anderen Thieren, ohne dass man deshalb berechtigt wäre, das Vorkommen derselben für die betreffende Art überhaupt abzusprechen. Erwähnt sei hier z. B. der lange Streit über das physiologische Vorkommen von Keimcentren in den Tonsillen. Obwohl in vielen Tonsillen keine Keimcentren vorhanden sind, so steht trotzdem deren Vorkommen in den Tonsillen heutigen Tages fest. Wenn auch Rawitz 12 Lymphdrüsen zweier Affen untersucht hat und in allen diesen Secundärknötchen fehlten, so ist dennoch deren Vorkommen in Lymphdrüsen des Macacus cynomolgus nicht ausgeschlossen. Dies war auch der Grund zu meiner Annahme, dass Rawitz zu wenig Lymphdrüsen des Macacus untersucht hat, um zu diesem negativen Schlusse berechtigt zu sein, obwohl der Autor keine Angabe über die Zahl der diesbezüglich untersuchten Lymphdrüsen ursprünglich gemacht hat.

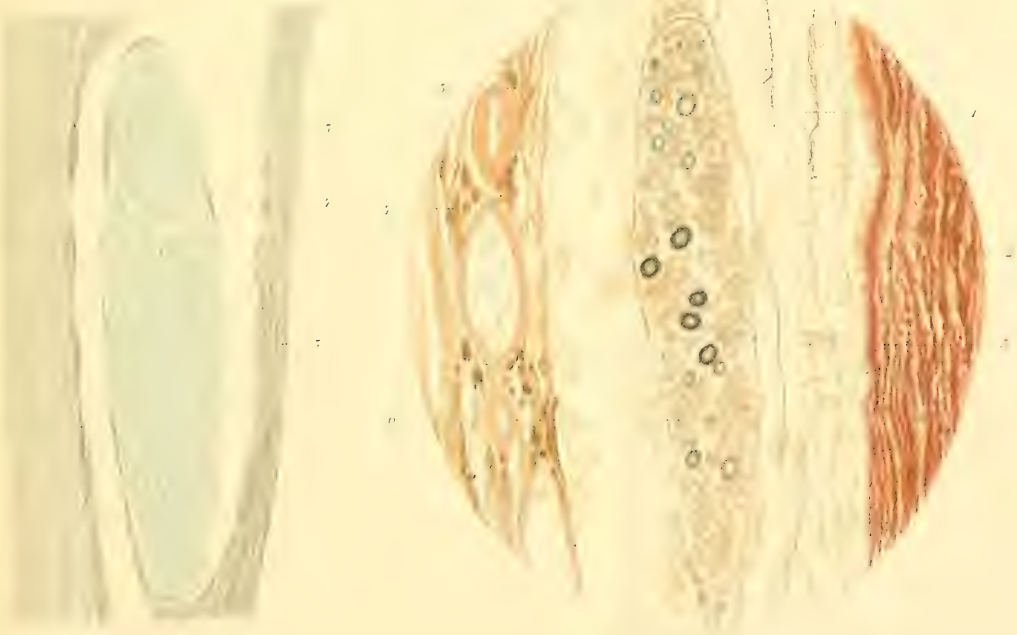
Rawitz sagt, dass die von ihm beobachteten Riesenzellen und die von mir beschriebenen Phagocyten vollständig verschiedene Gebilde seien, leuchte ohne Weiteres dadurch ein, dass die Riesenzellen zwischen den Maschen des Reticulums, die von mir beschriebenen Phagocyten im Reticulum liegen. Ich weiss nicht, welche Stelle in meiner Mittheilung Rawitz zu dieser Annahme führt; ich sagte doch nur, dass manche Phagocyten deutliche Ausläufer zeigen, welche mitunter direkt mit Ausläufern von Reticulumzellen in Verbindung stehen (a. a. O. S. 157). An anderer Stelle führe ich doch unzweideutig das Vorkommen

1) Saxer, Ueber Entwicklung und Bau der normalen Lymphdrüsen etc. Anatomische Hefte 19. 20. I. Abth. 1896.

von Phagocyten in den Maschen des Reticulums an (a. a. O. S. 157)„ . . . Die Lymphbahnen sind ausserordentlich weit, das Reticulum sehr spärlich, in den Maschen desselben, mit Ausnahme der Phagocyten, wenig zellige Elemente.“ (Vgl. a. a. O. Taf. VIII, Fig. 8.)

Ich beobachtete also in den Phagocyten ebenso gut wie Rawitz Zellen, welche (wenigstens zum grössten Theile) „nicht in den Strängen des Reticulums, sondern in den von den Strängen gebildeten Maschen sich finden“.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.



1.

2.

3.

4.

5.

6.

a

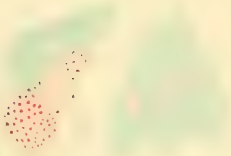
7.

a

a

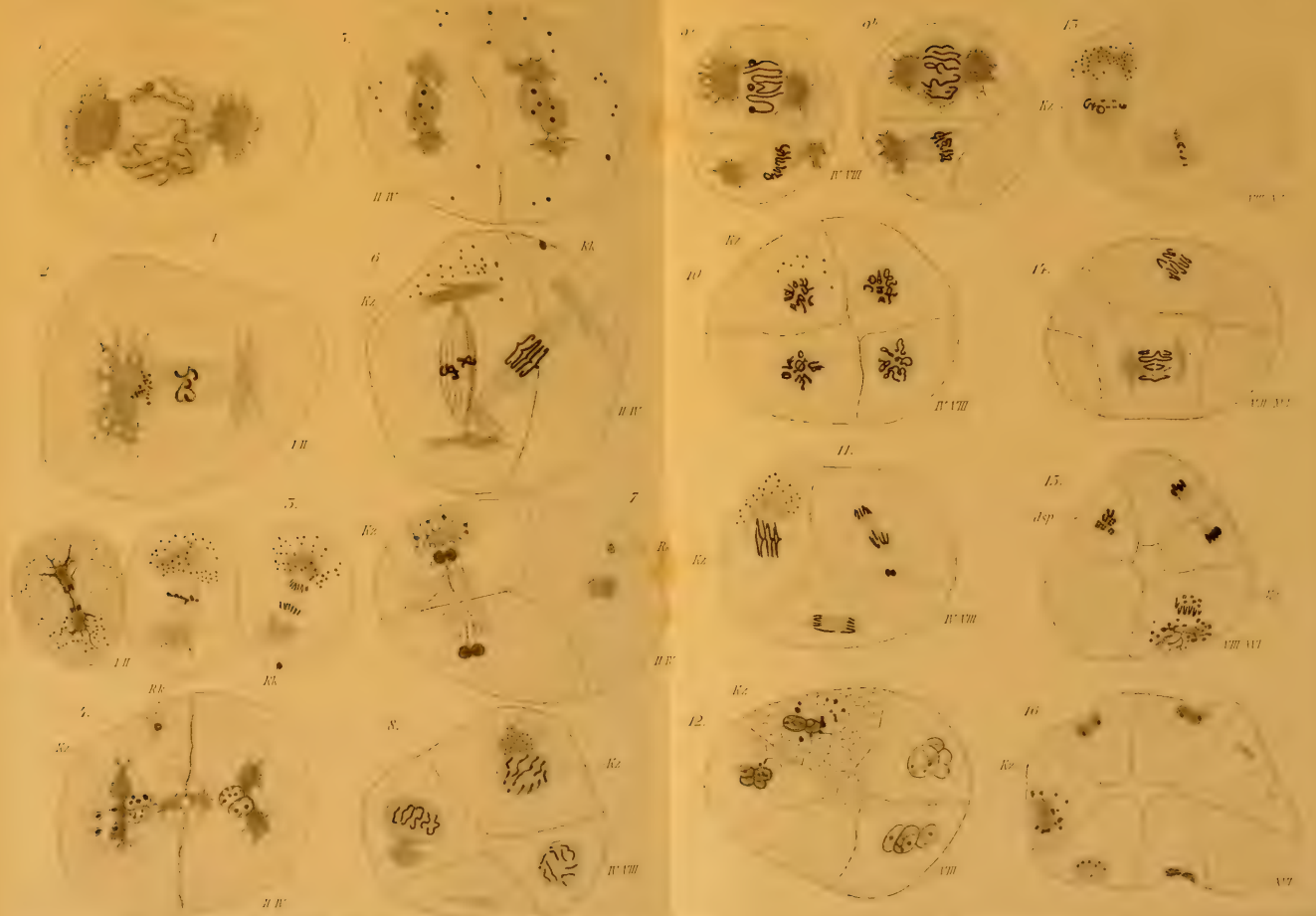
1.

8.



a

9.
11.
10.


1
2
I II
3.
I II
Rk
Kz
4.
Kz
II IV
5.
II IV
6
Kz
Rk
II IV
7
Kz
Rk
II IV
8.
Kz
IV VIII
9a
9b
IV VIII
10
Kz
IV VIII
11.
Kz
IV VIII
12.
Kz
VIII
13
Kz
14.
15.
dsp
VIII XVI
16
Kz
XVI

Coelenteraten

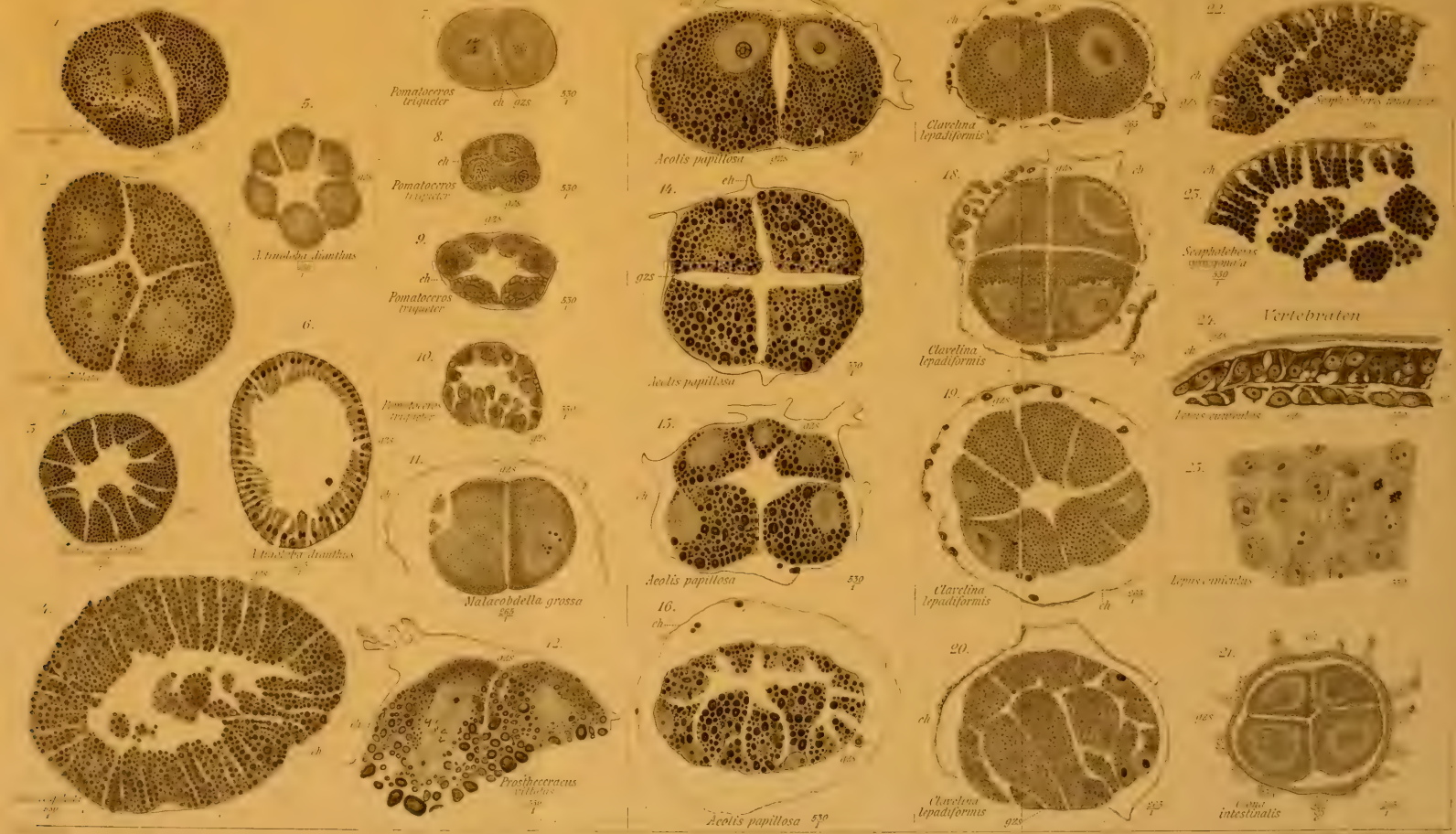
Würmer

Mollusken

Tunicaten

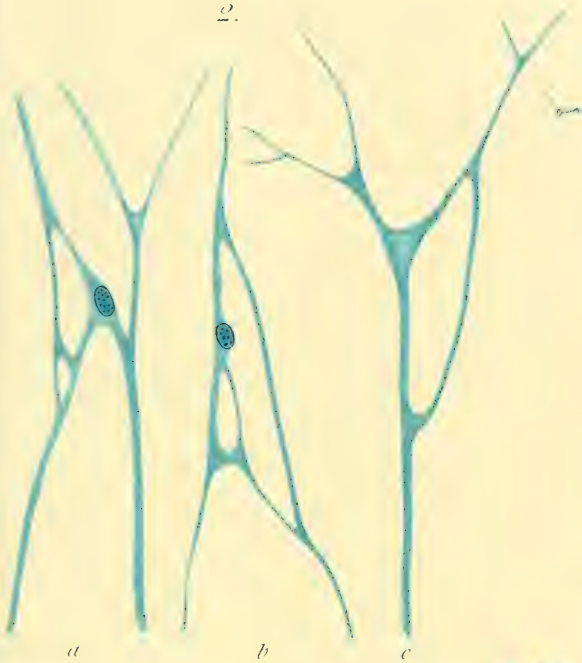
Arthropoden

Vertebraten



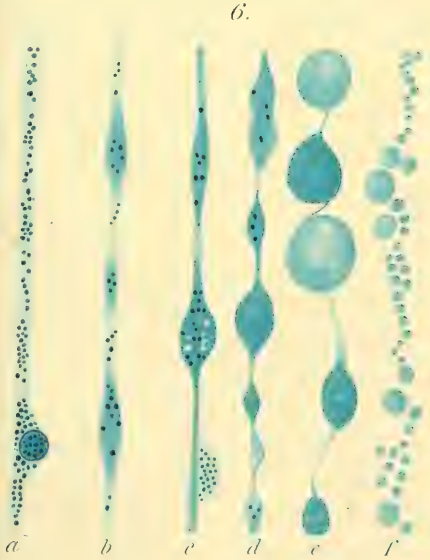
1.
d
c b
a
b
a
c

4.
5.

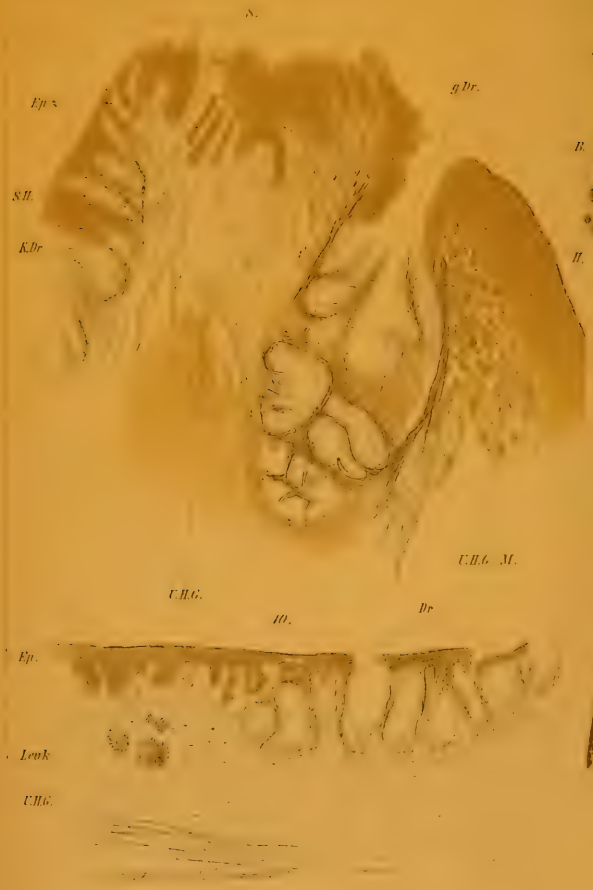

2.
a
b
c

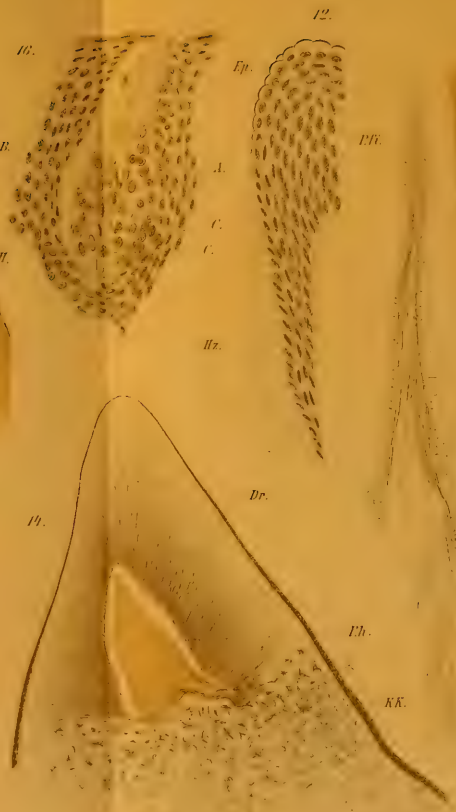
5.

7.


6.
a
b
c
d
e
f

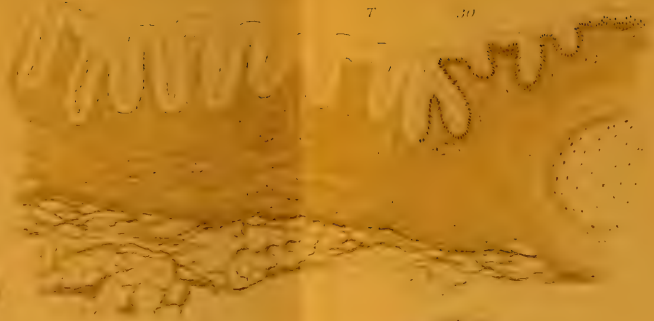
Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig

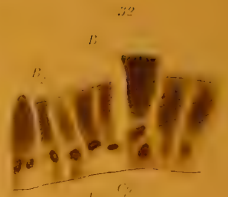

8.
Ep.
q.Dr.
S.H.
K.Dr
U.H.G. M.
U.H.G.
10.
Dr
Ep.
Leuk
U.H.G.

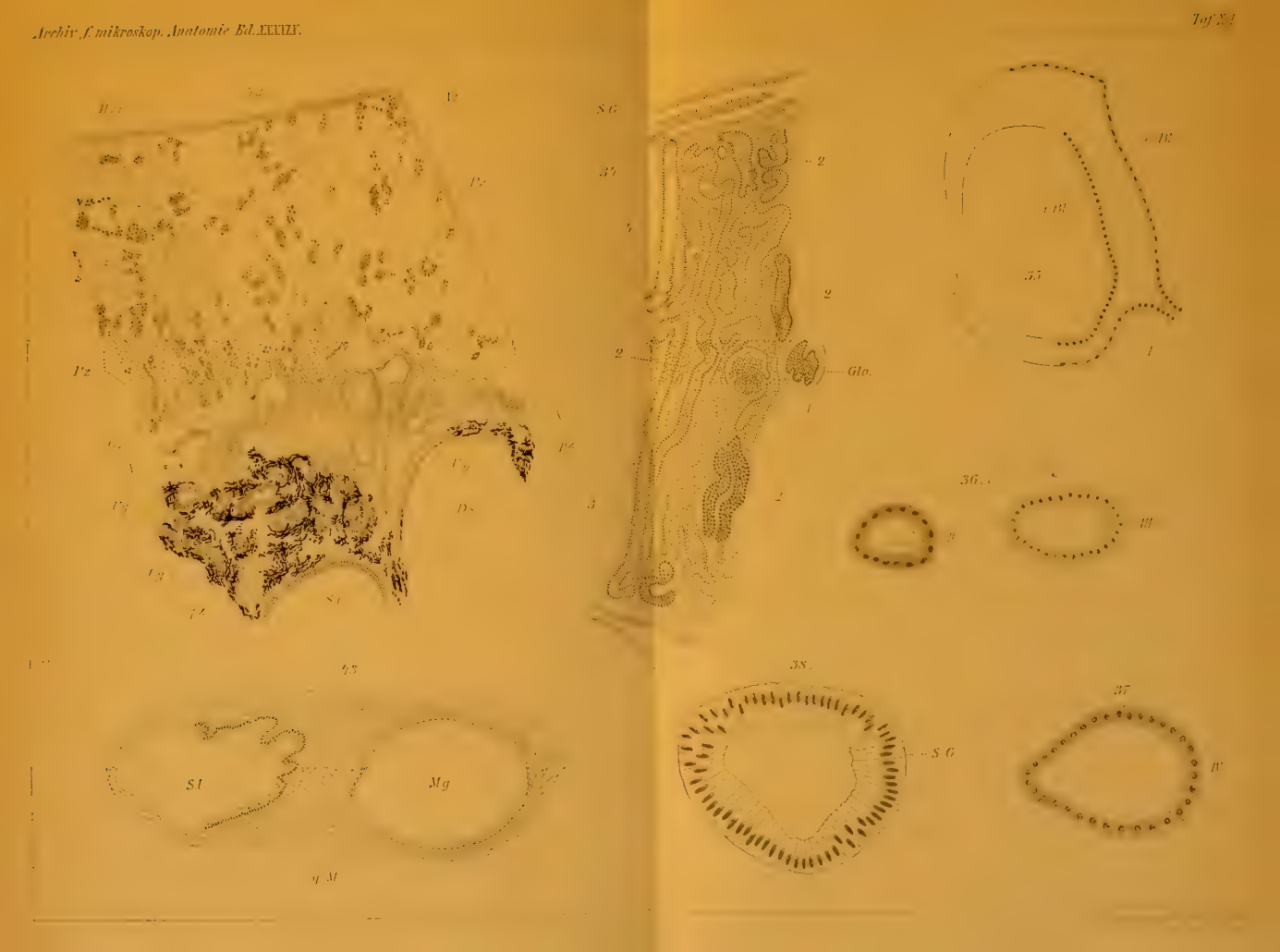

12.
11.
12.
Ep.
Pfr.
B.
A.
C.
C.
H.
Hz.
Pgm
Dr.
14.
Dr.
M.
Eh.
KK.

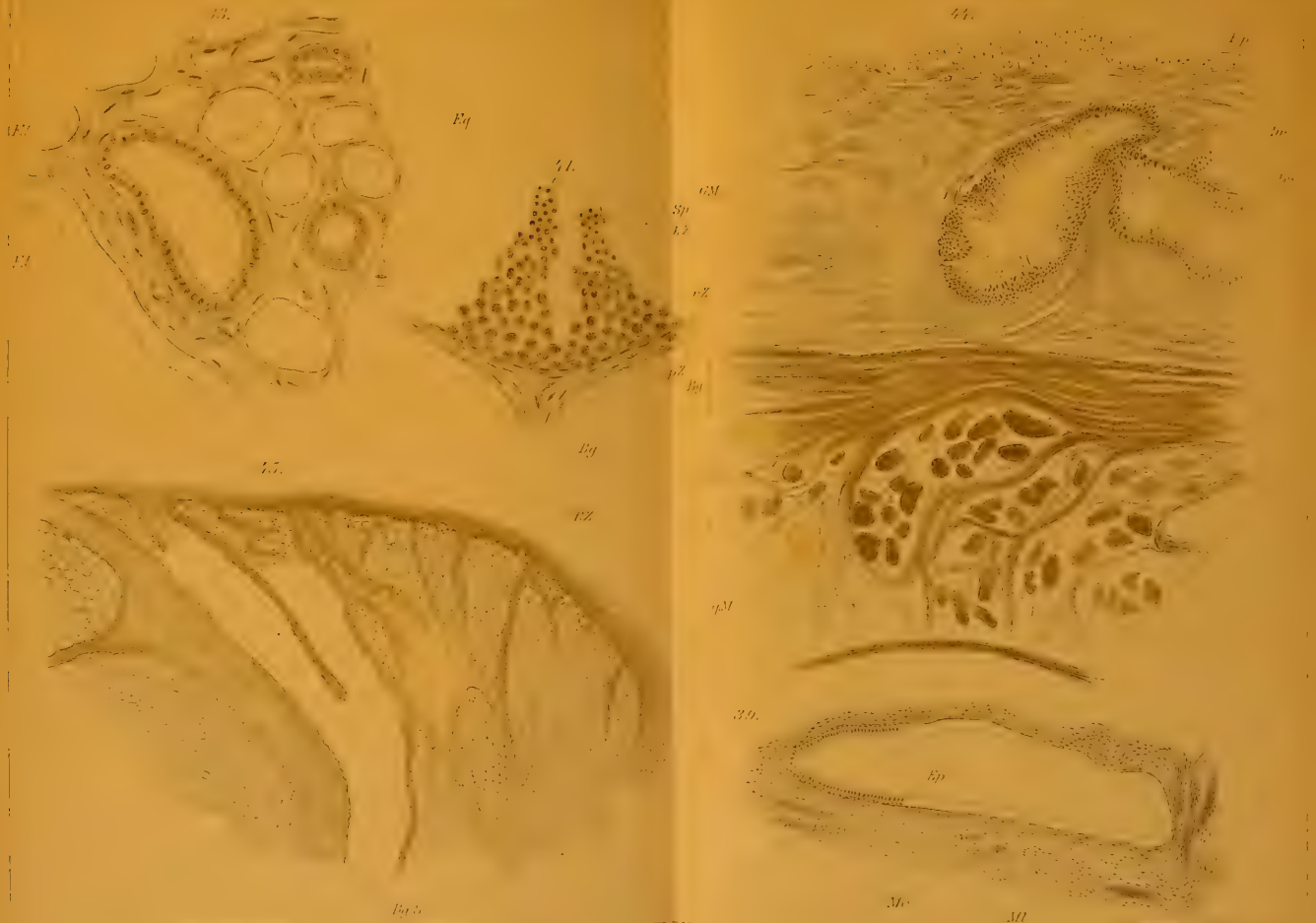
Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

Lith. Anst. Julius Kirchhardt, Leipzig

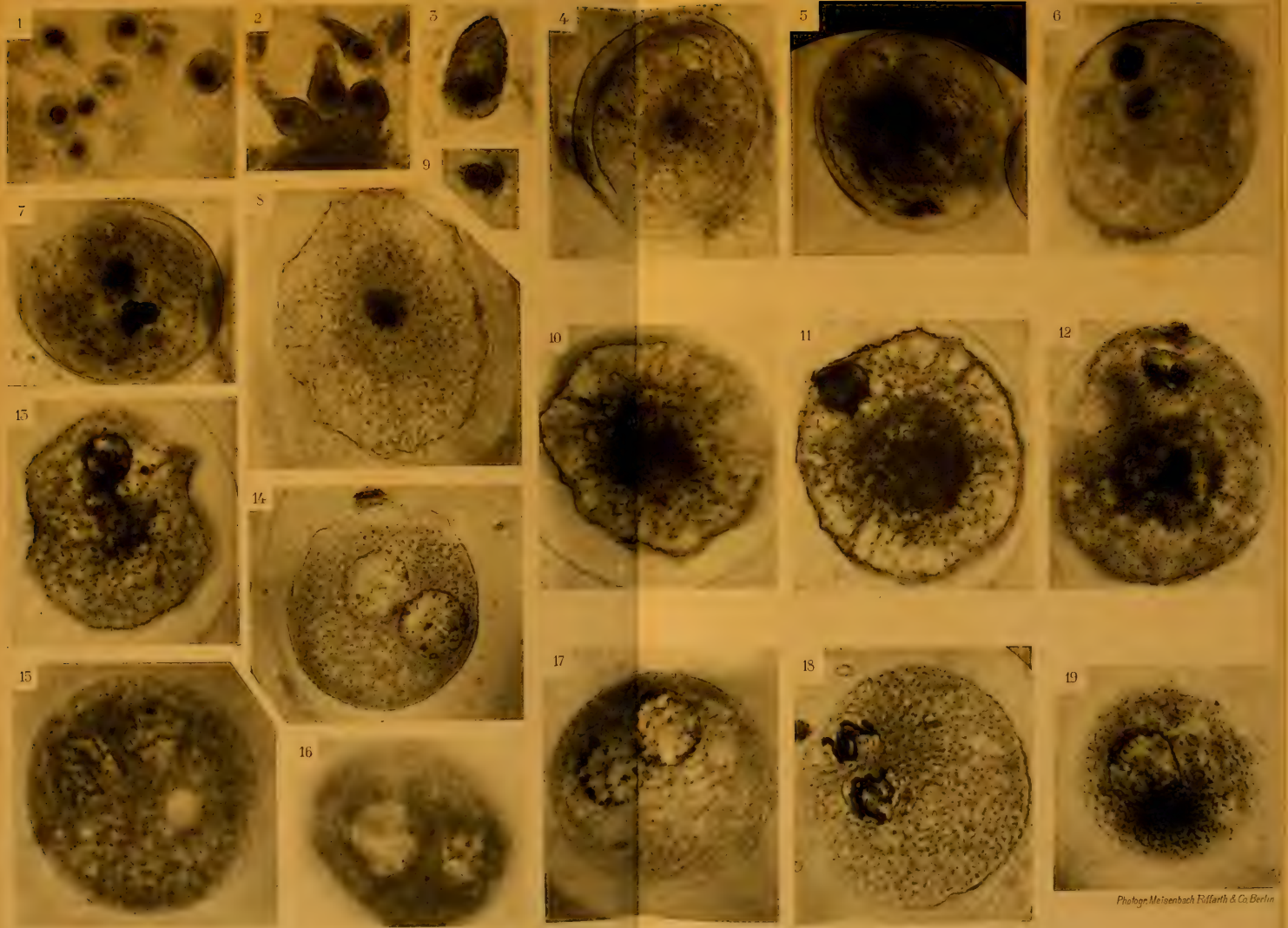




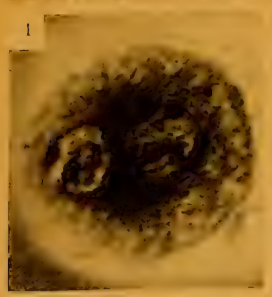

S.G.
34
2
2
2
Glo.
1
2
3
Pz
Pz
Pz
Ds
Sl
43
Sl
Mg
q M
35
36
III
38
S.G.
37
IV

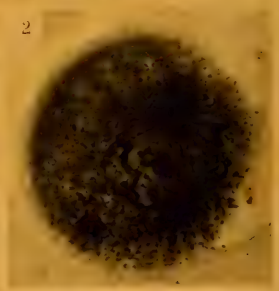


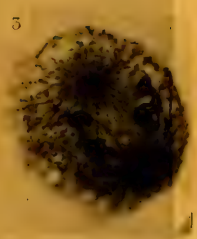
Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

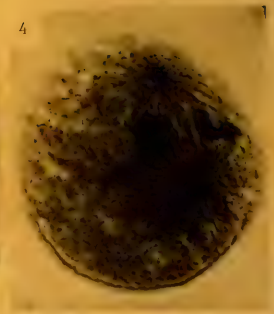


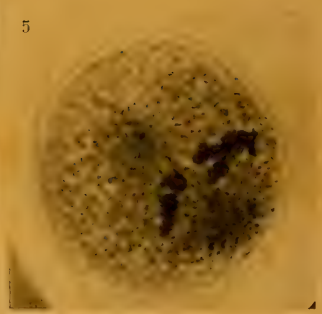
Photogr. Meisenbach Riffarth & Co. Berlin

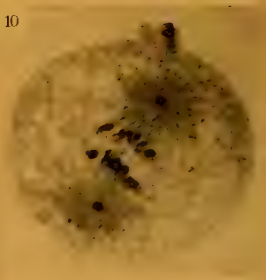


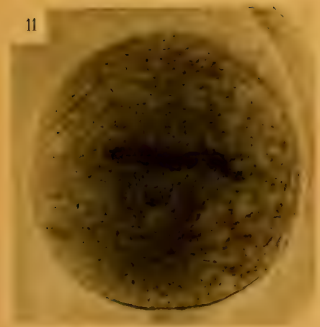


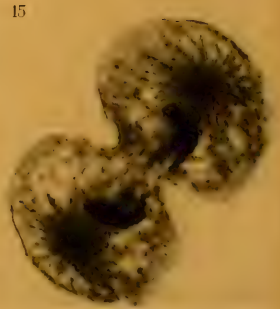












Photogr. Meisenbach Riffarth & Co. Berlin

1

2

5

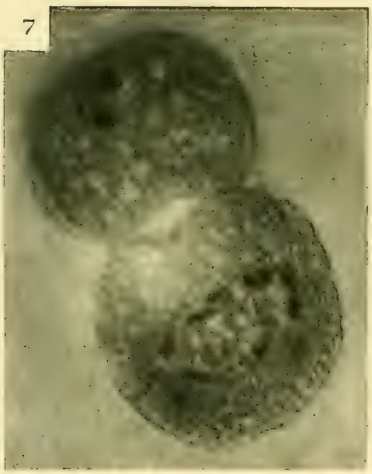
6

9

3

4

7

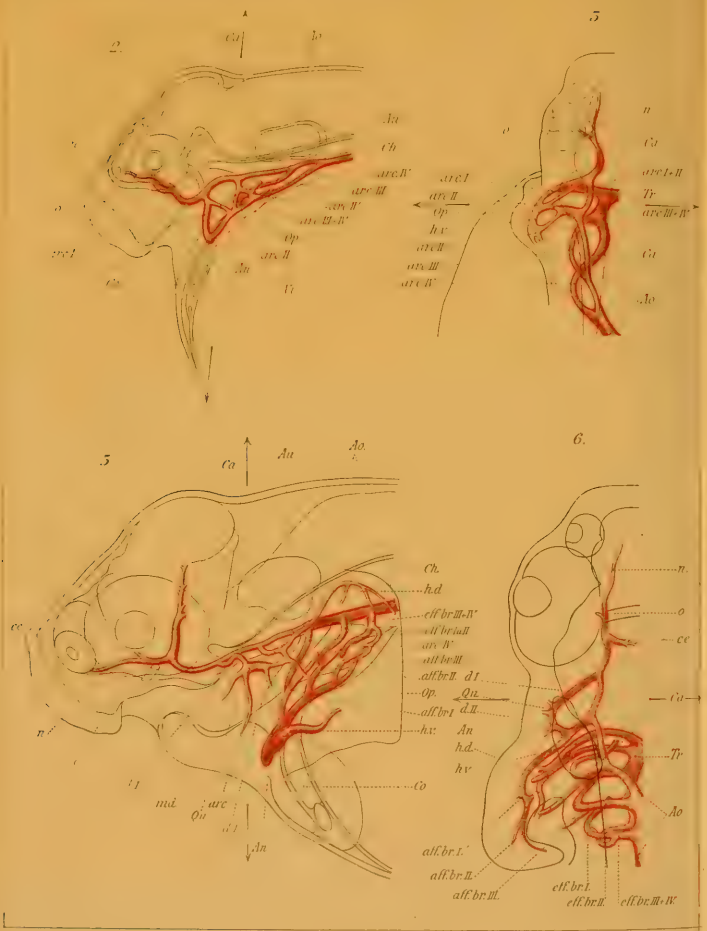


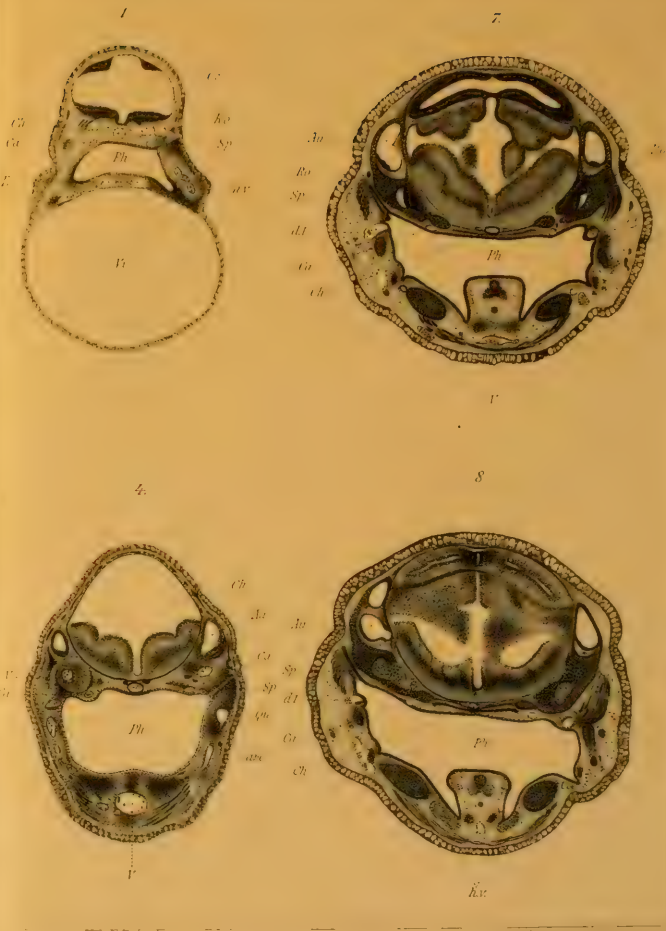
8

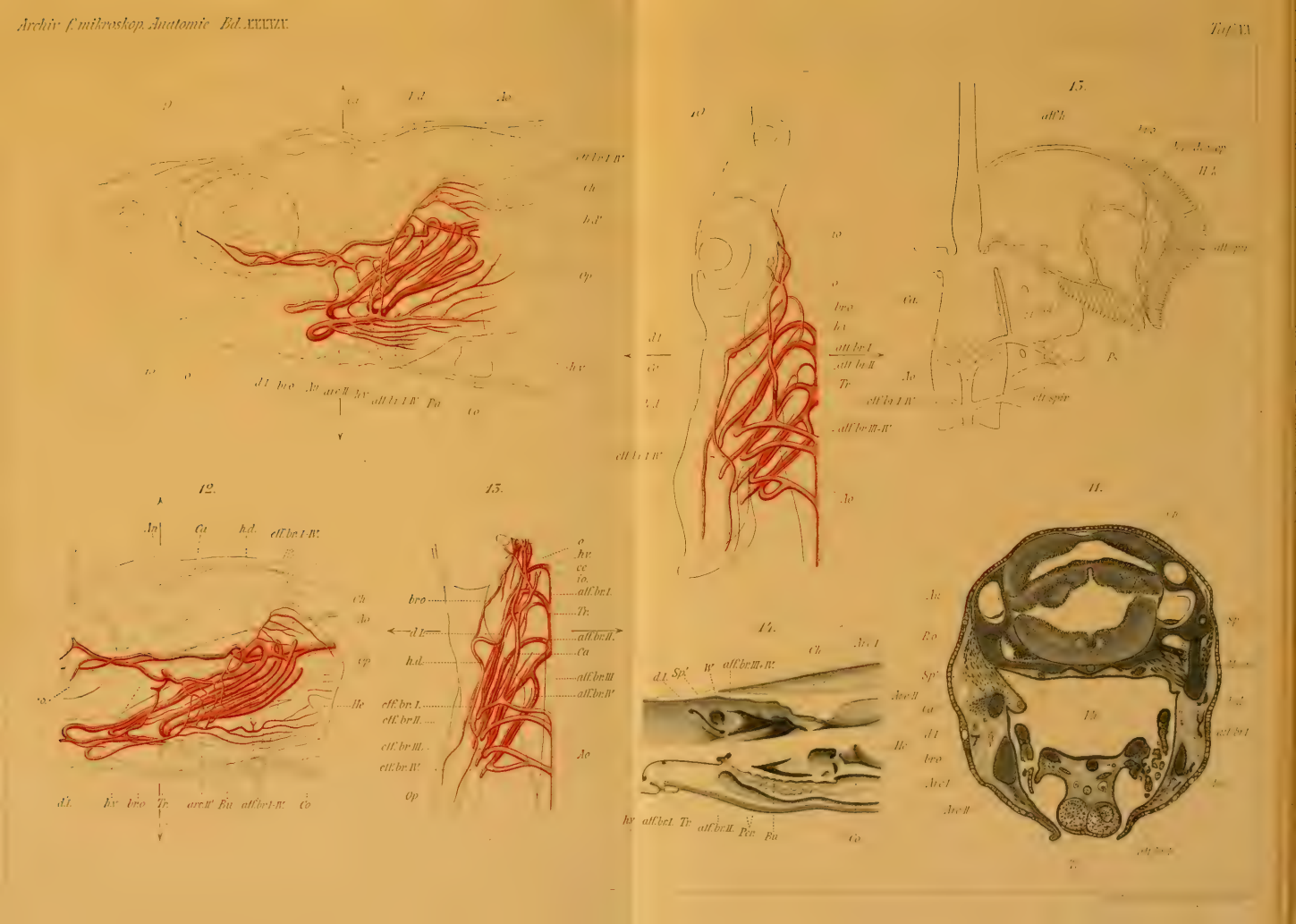
10

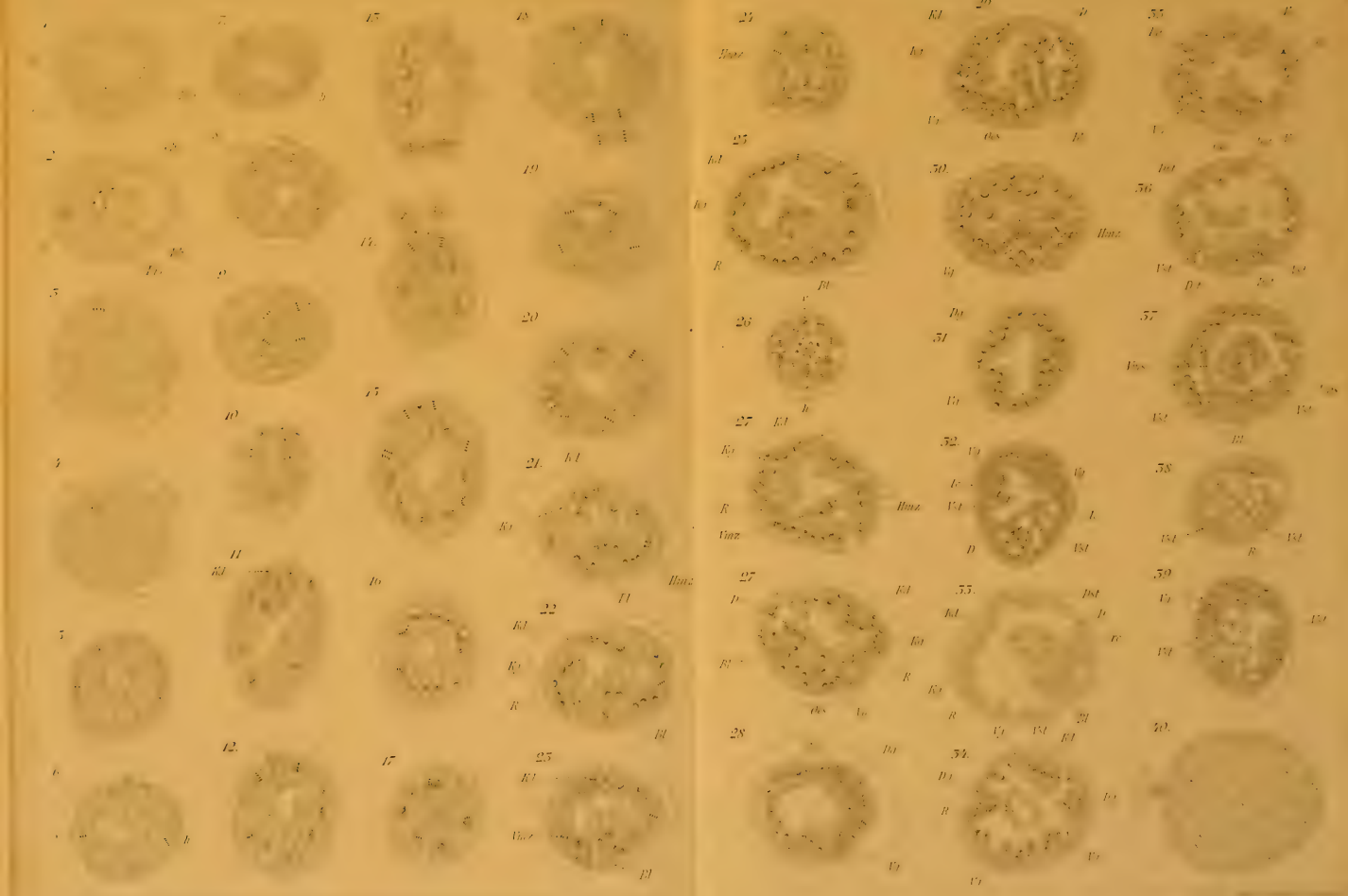
Photogr. Meisenbach Riffarth & Co. Berlin.

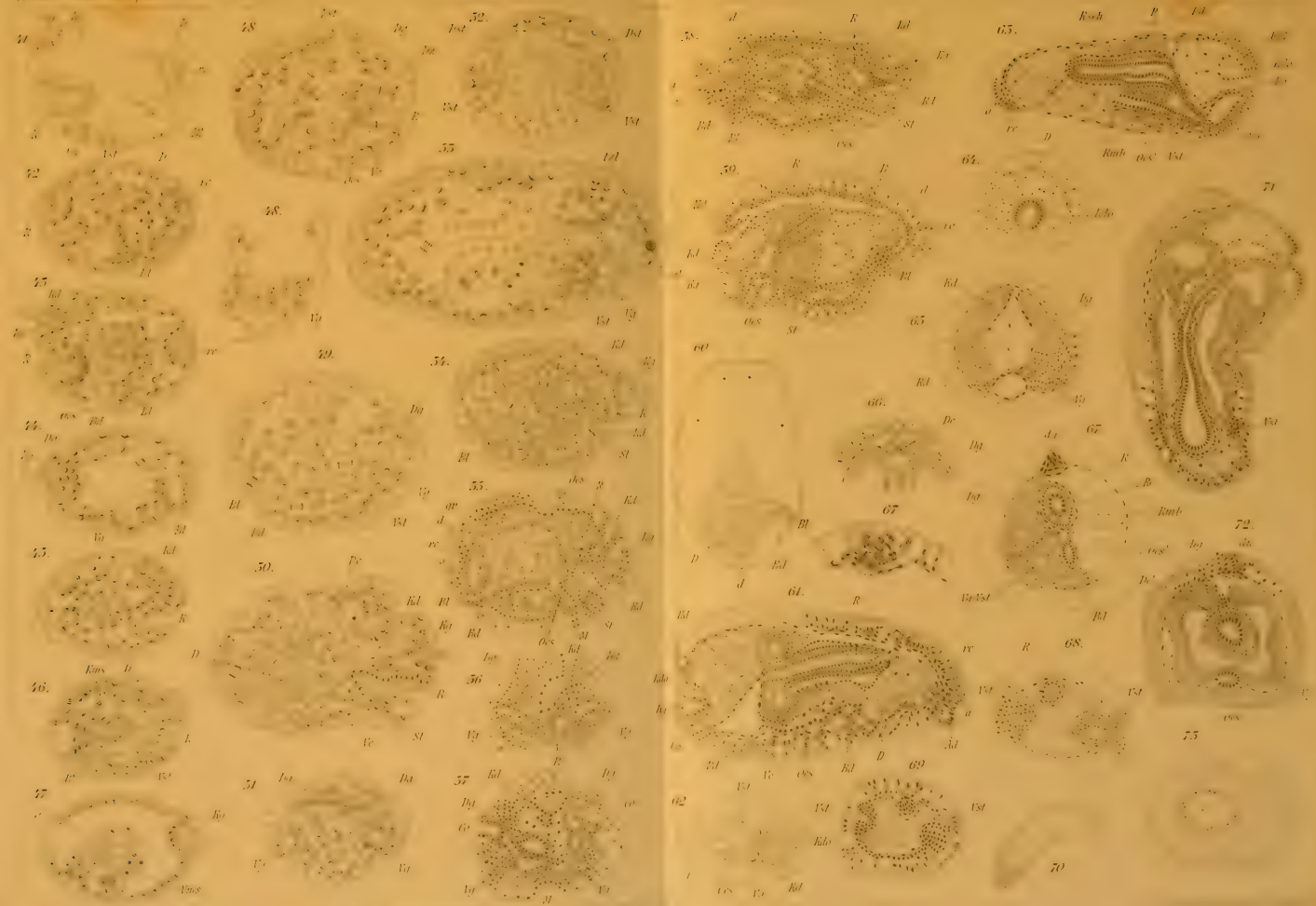
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.

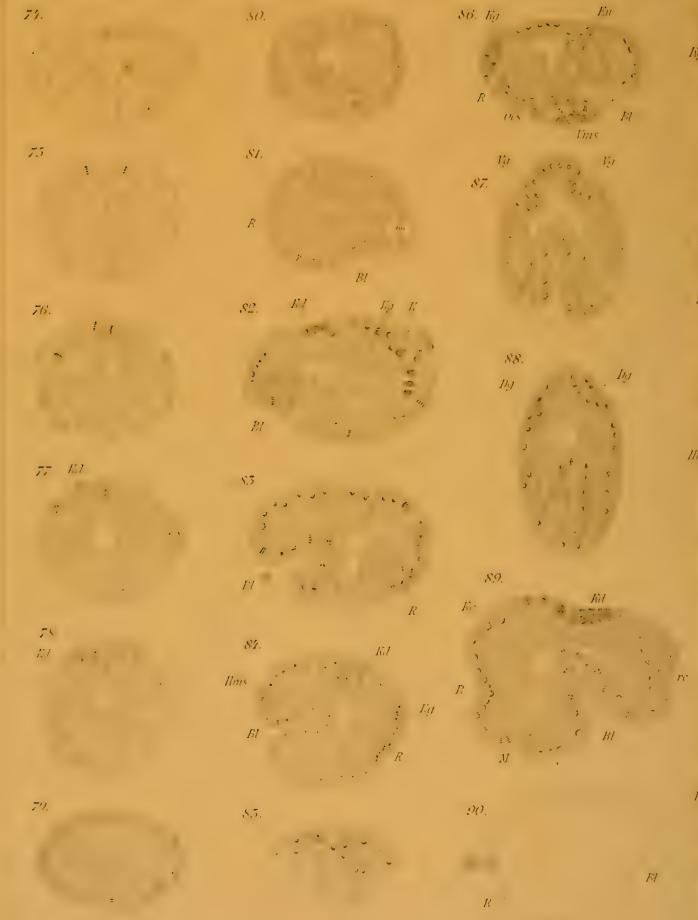

2.
3
5
6.
Ca
Au
Ao.
Ch.
h.d
eff. br. III+IV
aff. br. III
aff. br. II
Op.
aff. br. I
h.v.
Co
An
md
arc
Qu
d.I
n.
o
ce
Tr
Ao
aff. br. I.
aff. br. II.
aff. br. III.
eff. br. I.
eff. br. II.
eff. br. III+IV.


1
7.
4.
8
Ph
Vi
Ro
Sp
Au
Ca
Ch
V
h.v.

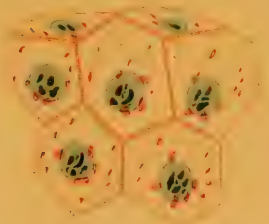

9
10
11.
12.
13.
14.
15.
Ao
Ch
Op
Tr
Ca
Bu
Co
bro
aff.br.I
aff.br.II
aff.br.III
aff.br.IV
eff.br.I
eff.br.II
eff.br.III
eff.br.IV
Sp'
Per.
Ar.I
Ar.II
Sp
Ro
Ha
Ho
Ca
eff.spér

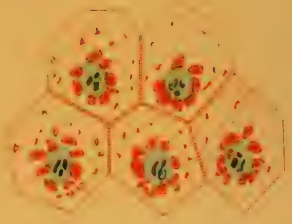


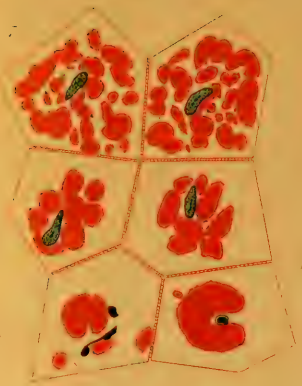


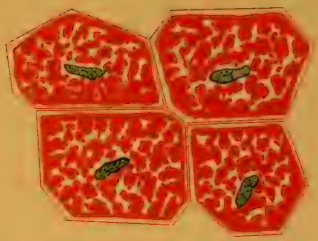

74.
75.
76.
77. Kl.
78. Kl.
79.
80.
81.
R
Bl
82. Kl. Hy. K.
Bl
83.
Bl
R
84. Kl.
Hms
Ed.
Bl
R
85.
86. Hy. Ec.
R
Ocs.
Vms
Bl
87. Vy. Vy.
88. Dy. Hy.
89. Ec. Kl.
R
M
Bl
rc
90.
R
Bl
91. Kl.
Hy.
rc
M
Ed.
D
92. Kl.
Hy.
R
Ec.
Ocs.
M
Bl.
Dst.
Hy.
93. Hms
Ed.
Vms
Vst.
Ic
94. Ed.
Bl
Hy.
R
M
Ocs.
Ed. Bl
95. Ec.
Dy. Hy.
Vy. Vy.
96. Dy. Kl.
Ed.
Vy.
Vst.
M
Ic
97.
Dc.
Dy. Hy.
Vy.
98. Hy.
Dst.
Vst.
Bl
99.
R
Dst.
Vy.
Ic
Vst.
M
100.
101.
Vst.
Bl
102. Kl. R.
Hy.
Ps.
Ocs.
C
Ed.
Bl
103.
104.
Dc.
R
Dy. Hy.
Ed.
105.
Hy. R.
Hy.
Vy.
Ic
Dst.
D
rc

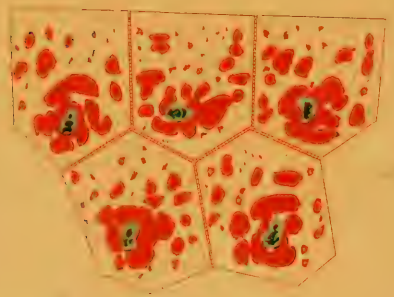
a
b
c
b
c
f
A

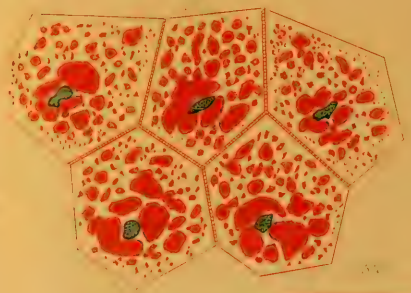


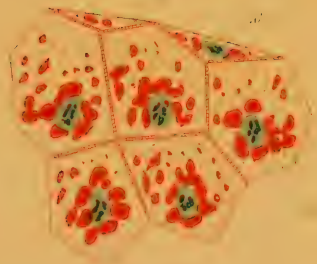


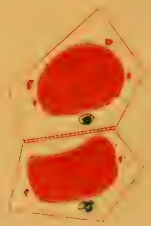


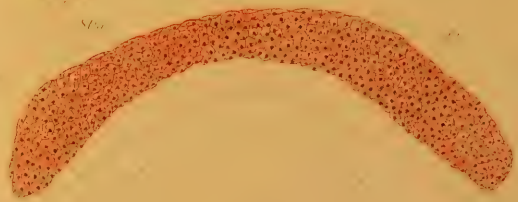


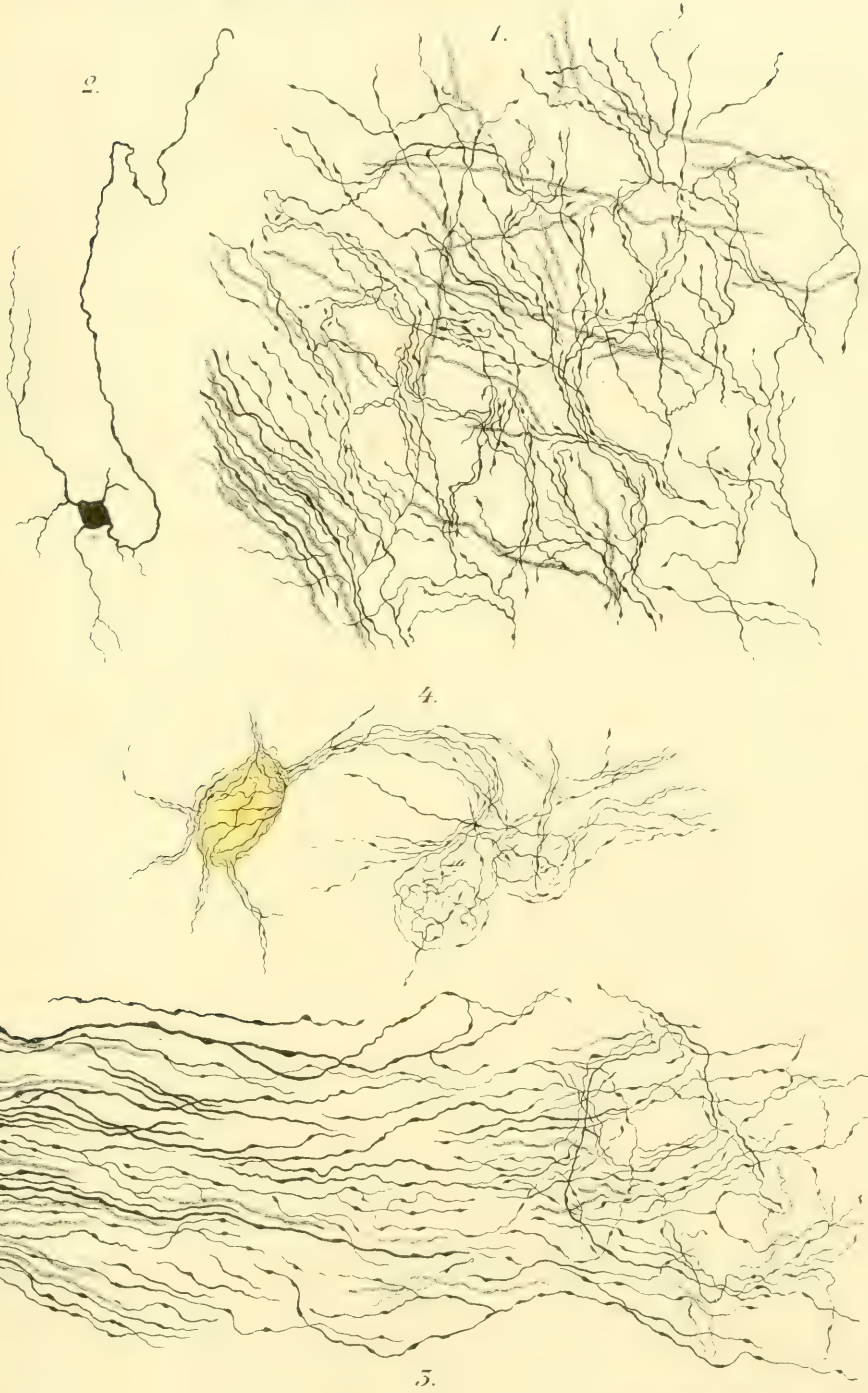


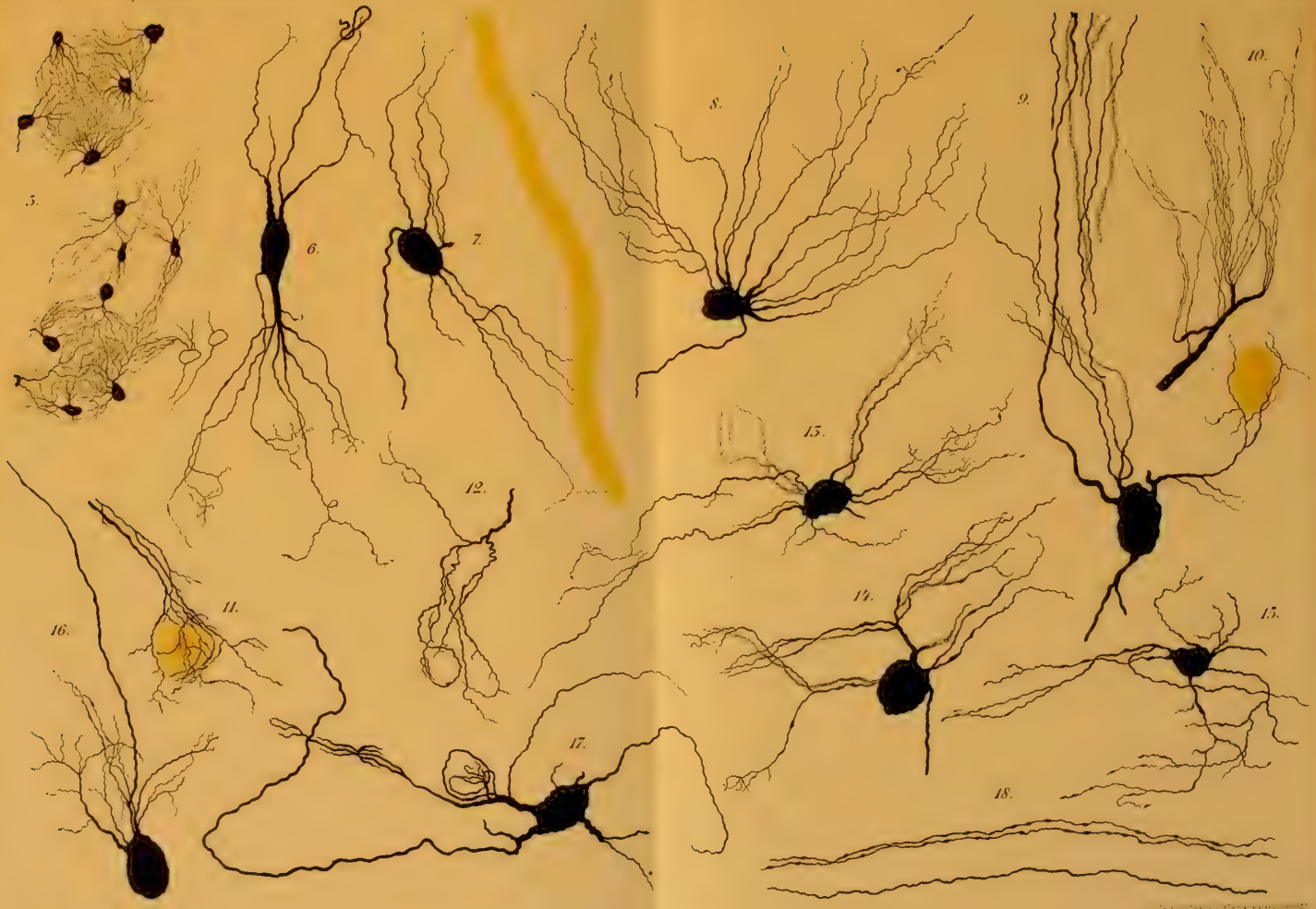




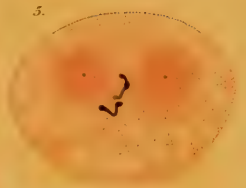


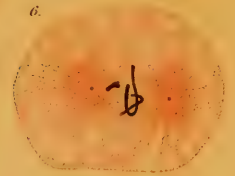


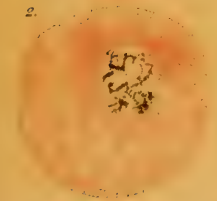

1.
2.
4.
3.


5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.

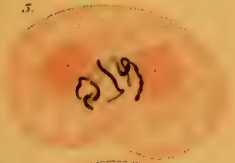
1.

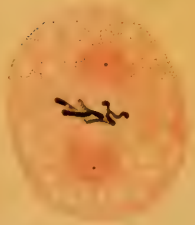

5.


6.

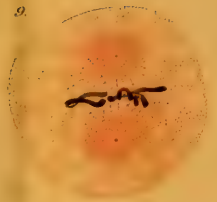

2.

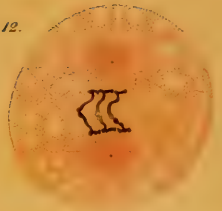
7.

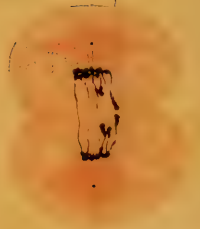

3.

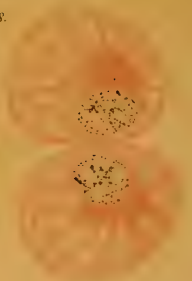

8.

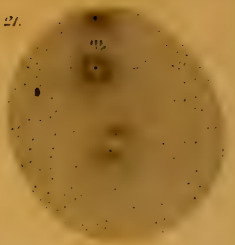
4.

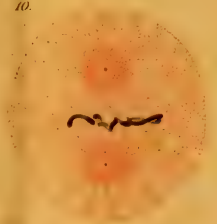

9.

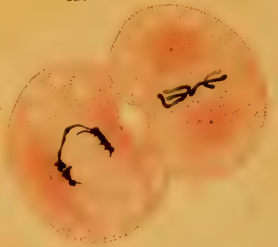

12.

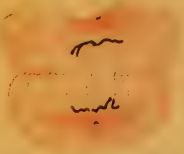

15.

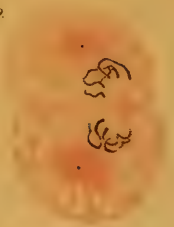

18.

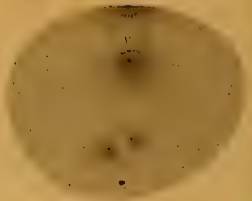

21.


10.

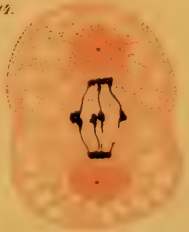

13.


16.

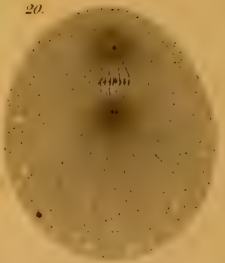

19.

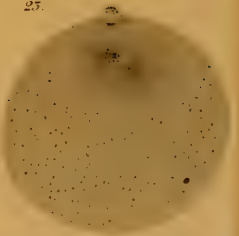

22.

11.

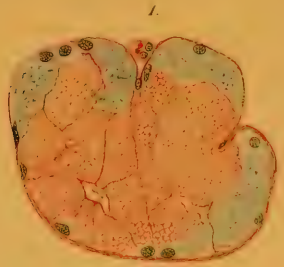

14.

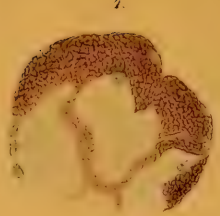
17.

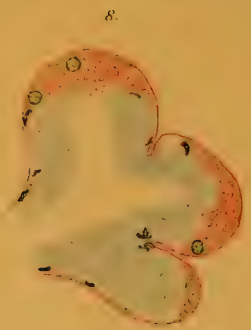

20.

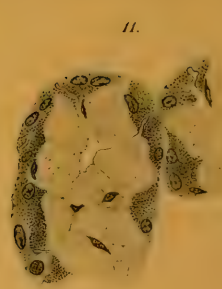

23.

J. Hanzer ad nat. del.


1.

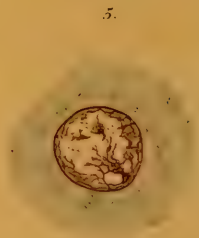

4.


8.


11.

10.

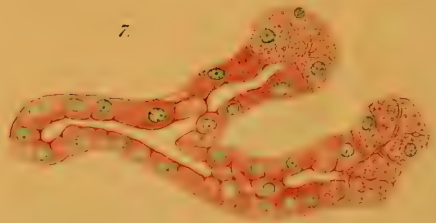
6.


5.

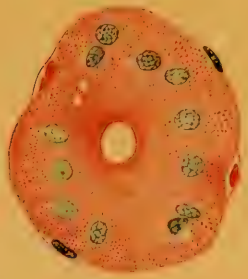
3.

2.

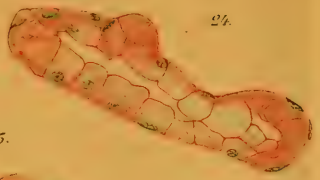
9.


7.

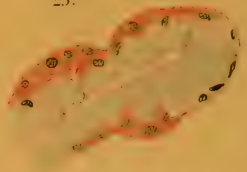
17.



24.

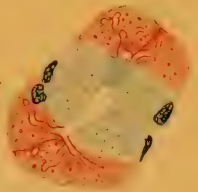


25.

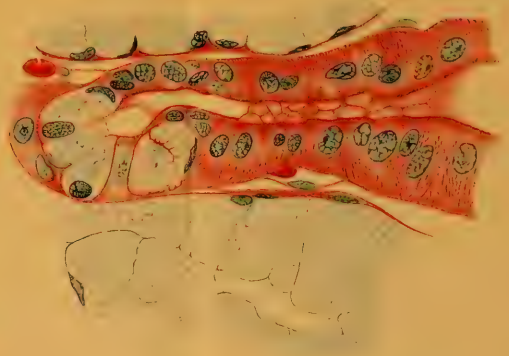


20.

15.

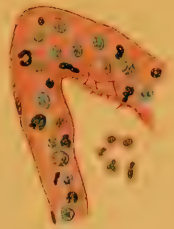


23.

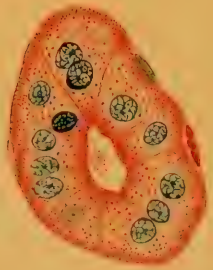


21.

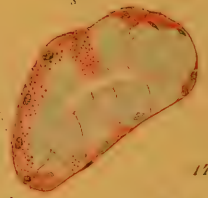
22.



19.

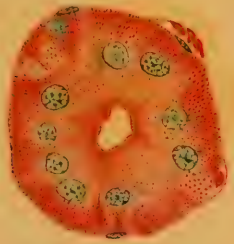


13.

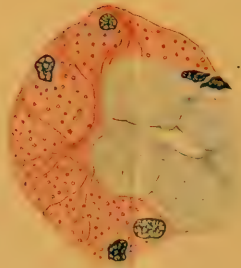


14.

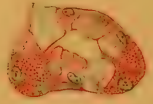
18.



16.



26.



12.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

1.
2.
3.
4.
5.
6.
A
B
C
D
E
F
a
b
c
d

7.
8.
9.
10.
11.
12.

lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

1426

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02628